VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

С. Н. ЗИМАН

МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЛЮТИКОВЫХ



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н.Г. ХОЛОДНОГО

С.Н.ЗИМАН

МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЛЮТИКОВЫХ

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1985

УДК 582.675.1:581.4

Морфология и филогения семейства лютиковых / Зиман С.Н. — Киев : Наук. думка, 1985. — 248 с.

В монографии на основе эколого-географического и сравнительно-морфологического анализов рассмотрены особенности происхождения и морфологической эволюции родов, входящих в состав семейства Ranunculaceae, а также дан анализ наиболее характерных черт эволюции жизненных форм и ее роли в общей морфологической эволюции семейства. В результате сопоставления таксономической и эволюционной значимости морфологических признаков вегетативных и генеративных органов представителей семейства пересмотрены объем и структура гетероморфных родов, триб, подсемейств и всего семейства.

Для ботаников — биоморфологов, систематиков и ботанико-географов.

Ил. 28. Библиогр.: с. 233—247.

Ответственный редактор И.А.Дудка

Рецензенты Е.Л.Любарский, Б.В.Заверуха

Редакция общей биологии

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЗИМАН

МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ЛЮТИКОВЫХ

Утверждено к печати ученым советом Института ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР

Редактор *А.М.Ковалевская*
Оформление художника *Н.И.Козаковой*
Художественный редактор *Л.А.Комяхова*
Технический редактор *Т.М.Зубрицкая*
Оператор *Т.Н.Шевченко*
Корректоры *С.И.Колесник, Е.З.Цукор-Вассер*

ИБ № 6697.

Подп. в печ. 14.08.85. БФ 39470. Формат 60x84/16. Бум.офс. № 1. Гарн. Сенчури. Офс. печ. Усл. печ. л. 14,42. Усл. кр.-отт. 14,65. Уч.-изд.л. 15,54. Тираж 500 экз. Зак. 5-647. Цена 2 р. 40 к.

Издательство "Наукова думка". 252601 Киев 4, ул. Репина, 3.
Киевская книжная типография научной книги. 252004 Киев 4, ул. Репина, 4.

З $\frac{2004000000-516}{М221(04)-85}$ 333-85 © Издательство "Наукова думка", 1985

Введение

Генезис жизненных форм неотделим от процессов дифференциации таксонов, а эволюция жизненных форм является составной частью общей эволюции организмов, поэтому познание их закономерностей возможно путем сравнения результатов морфологических исследований генеративных и вегетативных органов растений, их экологических и географических особенностей.

Семейство лютиковые (Ranunculaceae Juss.) давно привлекает к себе внимание благодаря разнообразию морфоструктур, а также сочетанию у родов и секций примитивных и продвинутых признаков, узловому положению семейства в филеме цветковых растений. Нам оно представилось удобной моделью для изучения филогенетических связей и эволюционных тенденций у травянистых поликарпиков, так как почти полностью состоит из растений с травянистыми надземными побегами и характеризуется большим количеством жизненных форм. В этом семействе есть также однолетники и растения с древесной структурой побегов, так что возможно обсуждать взаимоотношения древесных и травянистых, многолетних и однолетних жизненных форм. Семейство Ranunculaceae доступно для изучения межродовых и внутриродовых филогенетических связей, поскольку на территории Советского Союза произрастает большинство его родов, в том числе основные морфотипы.

Морфологические особенности цветков и плодов в семействе Ranunculaceae изучены довольно хорошо. Опубликован ряд монографий, в которых при изучении родов применяли анатомический кариологический, эмбриологический и другие методы. Однако вопросам филогении семейства и изучению жизненных форм его представителей уделено мало внимания.

Наши исследования преследовали следующие цели: уточнить центры дифференциации и пути распространения основных групп семейства Ranunculaceae, выяснив насыщенность флор основных фитохорионов земного шара видами и родами; провести сравнительно-морфологические исследования родов и триб семейства с выделением для анализа наиболее существенных морфологических признаков вегетативных и генеративных органов; пересмотреть внутриродовые и межродовые, а также межтрибные филогенетические связи в семействе, уточнив его эволюционные тенденции.

Работы выполнены на протяжении 1972—1982 гг. в отделе высших растений Института ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР. Наблюдения в природе и сбор гербарного материала проводились во время экспедиций по Украине и в других местах Советского Союза (Алтай — лесные, степные и высокогорные местообитания, Кавказ — Главный Кавказский хребет и Приэльбрусье, горы Средней Азии — Памиро-Алай, Шугнанский хребет, перевалы Хобу-Рабат и Анзобский, окрестности Душанбе, Гиссарский хребет; Тянь-Шань — Заилийский Алатау), а также на опытном участке Института ботаники (окрестности Киева, Феофания).

Возрастные стадии некоторых представителей семейства Ranunculaceae мы изучали в Центральном республиканском ботаническом саду АН УССР (Киев), Ботаническом саду им. акад. А.Ф.Фомина (Киев), Донецком ботаническом саду АН УССР, Ботаническом саду университета им. И.Я.Франко (Львов), альпинарии Института ботаники АН ГССР (Бакуриани). Наши материалы дополнены материалами из гербарной коллекции В.Чаподи (Будапешт).

Таким образом, нами изучено около 300 видов из 25 родов, представляющих основные морфотипы семейства. Критически пересмотрен также гербарий представителей Ranunculaceae в региональных и именных коллекциях, а также коллекциях мировой флоры в 14 ботанических учреждениях: Киев, Институт ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР (KW); Центральный республиканский ботанический сад АН УССР; Львов, Государственный природоведческий музей (LWS) Львовский государственный университет им. И.Я.Франко (LW); Донецкий ботанический сад АН УССР; Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова (MW); Ленинград, Ботанический институт им. В.Л.Комарова АН СССР (LE); Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР (NS); Ужгородский государственный университет; Тбилиси, Институт ботаники АН ГССР (TBI); Душанбе, Институт ботаники АН ТаджССР (TAD); Хорог, Памирский ботанический сад АН ТаджССР; Алма-Ата, Институт ботаники АН КазССР (AA); Венгрия, Будапешт, Естественно-исторический музей (BP).

Считаю приятным долгом выразить благодарность Е.Н.Кондратюку за помощь в выборе темы исследований, В.Н.Голубеву, М.В.Клокову, Т.И.Серебряковой, Н.Н.Цвелеву за ценные советы и замечания при подготовке рукописи, а также поблагодарить коллег Института ботаники АН УССР, способствующих сбору и обработке материалов.

Глава I

Историко-географический очерк семейства Ranunculaceae Juss.

Для выяснения центров дифференциации семейства Ranunculaceae и уточнения взаимосвязей его групп в составе областных и провинциальных флор мы рассмотрели насыщенность фитохорионов земного шара представителями данного семейства, акцентировав внимание на их эндемизме.

Специальные работы по географии семейства Ranunculaceae отсутствовали, кроме краткого обзора М.Тамуры (Tamura, 1965), но сведения во флористической литературе о распространении его представителей в различных районах земного шара довольно многочисленны. При проведении ботанико-географического анализа семейства Ranunculaceae мы использовали результаты пересмотра гербариев мировой флоры, собственные наблюдения (Зиман, 1977а, 1979, 1982а, в), а также литературные источники.

Степень насыщенности фитохорионов земного шара родами и видами семейства Ranunculaceae уточнена, исходя из объема и трактовки флористических провинций и областей, предложенных А.Л.Тахтаджяном (1978). Среди эндемичных таксонов установлены локальные, дизъюнктивные и повсеместно распространенные эндемики, т.е. рассмотрен эндемизм близко к пониманию его А.И.Толмачевым (1974).

Семейство Ranunculaceae характеризуется высоким уровнем родового эндемизма: виды 19 родов (или 32 %) распространены только в одной флористической области, причем эндемичные роды входят в состав девяти триб семейства и представляют основные морфотипы. В большинстве эндемичные роды этого семейства являются моно- или олиготипными. Многие (Beesia Balf. et Smith, Souliea Franch., Kingdonia Balf. et Smith, Asteropyrum Drumm. et Hutch., Xanthorhiza L'Herit) занимают в системе семейства обособленное положение, некоторые (Calathodes Hook. et Thom., Anemonopsis Sieb. et Zucc., Alexeya Pachom., Archiclematis Tam.) характеризуются низким эволюционным положением, что дает основание придавать родовому эндемизму в исследуемом семействе большое значение, в том числе судить в определенной степени по ареалам эндемичных родов об особенностях распространения всего семейства.

Анализ показал, что эндемичные роды Ranunculaceae содержатся во флорах пяти областей Евразии, Северной и Южной Америки. Из них для Восточноазиатской области эндемичны 12 родов из 6 триб (роды Calathodes, Beesia, Anemonopsis, Souliea, Dichocarpus Wang et Hsiao, Semiaquilegia Makino, Urophysa Ulbr., Miyakea Miyabe et Tatewaki, Kingdonia, Archiclematis, Paroxygraphis W.W.Smith, Asteropyrum, трибы Trollieae, Cimicifugeae, Isopyreae, Anemoneae, Ranunculeae, Coptideae), для Ирано-Туранской области — 1 род (Alexeya), для Атлантическо-Североамериканской области 3 рода (Xanthorhyza, Anemonella Spach, Hydrastis L.), для Андийской области 2 рода (Capethia Britt., Laccopetalum Ulbr.), для Чилийско-Патагонской области — 1 род (Barneoudia Gay).

Отсюда можно сделать предварительный вывод о том, что морфогенез Ranunculaceae на уровне дифференциации родов происходил не менее чем в четырех географических центрах.

Большинство родов, эндемичных для Восточной Азии (Calathodes, Beesia, Souliea, Dichocarpum, Urophysa, Semiaquilegia, Kingdonia), представляют собой дизъюнкты, ареалы которых состоят из отдельных участков, изолированных на территории нескольких провинций, некоторые эндемичные восточноазиатские роды имеют локальные ареалы.

Виды родов, эндемичных в других флористических областях, имеют рассеянное или повсеместное распространение, и мы склонны рассматривать их как более молодые по сравнению с родами-дизъюнктами. Для данного семейства вообще характерно большое количество родов с дизъюнктивными ареалами. Часть из них, как уже упоминалось, являются эндемиками, вторая группа дизъюнктивных родов (Helleborus L., Eranthis Salisb., Leptopyrum Reichb., Paraquilegia Drumm. et Hutch., Paropyrum Ulbr., Callianthemum C.A.Mey., Oxygraphis Bunge, Isopyrum L.) характеризуется прерывистыми ареалами на территории нескольких областей Евразии, причем разрыв ареалов их видов часто бывает значительным.

Ареалы третьей группы родов (Trollius L., Actaea L., Cimicifuga L., Hepatica Mill., Pulsatilla Mill., Enemion Rafin., Halerpestes Greene, Trautvetteria Sieb. et Zucc.) охватывает территории трех — семи областей Евразии и Северной Америки; евразиатско-североамериканские дизъюнкты рассматри-

наются (Thorne, 1973) как реликты лесной умеренной флоры раннетретичного периода. Два рода (Caltha L. и Myosurus L.) представляют собой дизъюнкты с широким распространением в десяти областях умеренного климата Северного и Южного полушарий, отсутствующие в тропиках. Их ареалы, по-видимому, отражают взаимоотношения умеренных флор Голарктики и Голантарктики.

Непрерывными или почти непрерывными ареалами характеризуются 18 родов семейства Ranunculaceae.

Большинство из них распространены на территории трех — шести областей Евразии (Aconitella Spach, Ficaria Huds.), Юго-Восточной Азии (Naravelia L.), Евразии и Северной Америки (Aquilegia L., Coptis Salisb.), Евразии и Северной Африки (Aconitum L., Nigella L., Consolida S.F.Gray, Adonis L., Ceratocephala Moench.), Африки (Clematopsis Hutch., Knowltonia Salisb.), Южной Америки (Hamadryas Comm. et Juss.). Ареал Delphinium L. включает 11 областей на территории Евразии, Африки, Северной и Центральной Америки, Thalictrum L. — 16 областей Евразии, Африки, Северной и Южной Америки. Наиболее широкими ареалами обладают три рода: у Ranunculus L. он охватывает 21, Anemone L. — 23, Clematis L. — 28 областей на всех континентах.

Семейство лютиковых (около 50 %) обладает высоким видовым эндемизмом, причем наиболее насыщены эндемичными видами самые крупные роды (Aconitum, Delphinium, Aquilegia, Anemone, Clematis, Ranunculus, Thalictrum). Большинство видов этого семейства эндемично на уровне провинций, но для части их характерны локальные ареалы, включающие смежные территории разных провинций, иногда — разных областей. Особенности видового эндемизма учитываются нами при анализе участия представителей лютиковых во флорах всех областей.

Большая часть представителей этого семейства произрастает в настоящее время в Северном полушарии в пределах Голарктического царства. При сравнении насыщенности представителями Ranunculaceae флористических областей и провинций земного шара оказалось, что наибольшие количества родов (37), а также видов (около 650) содержит флора Восточноазиатской области. В этой области 12 эндемичных родов, а видовой эндемизм достигает 70 %. Среди провинциальных флор Восточной Азии наиболее насыщена видами и родами семейства Ranunculaceae флора Сикано-

Юньнаньской провинции — содержит около 300 видов из 27 родов (Franchet, 1886, 1888; Maximowicz, 1890; Handel-Mazzetti, 1939; Wang, 1957).

Из восьми родов, эндемичных для Восточноазиатской области, один (Asteropyrum) является локальным эндемиком этой провинции, в то время как другие произрастают дизъюнктивно на территории двух — четырех провинций: Beesia, Urophysa, Kingdonia встречаются также в Северобирманской и Центральнокитайской провинциях, Semiaquilegia — в Маньчжурской и Японо-Корейской, Calathodes, Souliea, Dichocarpum — в Восточногималайской, Северобирманской, Центральнокитайской, Японо-Корейской и Тайваньской провинциях.

Наибольшие количества эндемичных видов, а также эндемичные секции содержат такие крупные роды семейства, как Aconitum (71 вид, из них 44 эндемика), Delphinium (73 и 59 видов), Clematis (41 и 22 вида), Ranunculus (40 и 20 видов), Anemone (24 и 20 видов). Вместе с тем следует отметить, что во флоре Сикано-Юньнани очень мало видов родов Aquilegia, Thalictrum, полностью отсутствуют виды Enemion, Pulsatilla, Hepatica, Coptis, Trautvetteria, хотя на территории других провинций Восточноазиатской области они встречаются.

Сикано-Юньнаньская провинция охватывает преимущественно горные территории Юго-Западного Китая (Сечуаньские Альпы, Юньнаньское нагорье) и прилегающих районов Северо-Восточной Бирмы, Северного Лаоса, а флора цветковых растений этого района представляет собой в настоящее время смесь тропических и умеренных элементов, исключительно разобщена и насыщена эндемиками.

Все это дает основание рассматривать умеренную флору Юго-Западного Китая как очень древнюю и связывать с ней происхождение теплоумеренной лесной флоры Евразии (Комаров, 1908; Вульф, 1939, 1944, Тахтаджян, 1957). Теплоумеренная флора была по своей природе мезофитной лесной флорой и существовала в Евразии с раннего палеогена, а на территории Юго-Западного Китая с конца мела вплоть до олигоцена была разреженная ксерофитная саванна, затем до конца неогена — тропические леса (Синицын, 1962). В связи с этим многие исследователи (Федоров, 1957; Грубов, Федоров, 1964) пришли к выводу, что территория Юго-Западного Китая является только убежищем для остатков

теплоумеренной флоры, а развивалась она в третичном периоде на обширных пространствах более северных, чем Юньнань, широт.

Географический анализ семейства Ranunculaceae в определенной степени подтвердил это положение, показав, что Сикано-Юньнаньская провинция была самым значительным центром морфогенеза этого семейства.

Не менее интересной по участию представителей Ranunculaceae является также флора Восточногималайской провинции. По количеству родов (23) и видов (200) этого семейства она занимает среди провинциальных флор земного шара второе место (Brühl, 1895; Stapf, 1905; Smith, 1913; Hara, 1966; Hooker, 1973).

Среди пяти эндемичных родов Ranunculaceae два, Archiclematis и Paroxygraphis из родства Clematis и Ranunculus, — локальные эндемики, а три рода — Calathodes, Souliea, Dichocarpum — общие с Сикано-Юньнанью. В Восточных Гималаях есть также виды родов Pulsatilla, Hepatica, Coptis, отсутствующих в Сикано-Юньнаньской провинции.

Уровень видового эндемизма семейства Ranunculaceae составляет здесь около 50 %, а наибольшим количеством видов представлены роды Delphinium (около 50 видов, из них почти 30 эндемичны), Aconitum (34 и 22), Ranunculus (30 и 3). Участие видов родов Anemone (10 и 5) и Clematis (10 и 4) менее значительно, зато более многочисленны виды рода Thalictrum (17 и 13).

Сравнивая участие представителей Ranunculaceae во флорах Сикано-Юньнаньской и Восточногималайской провинций, мы обратили внимание на наличие общих 18 родов и около 70 видов (общие эндемики Caltha scaposa Hook. et Thom., Trollius pumilus D.Don, Delphinium bonvalotti Franch., Anemone rupicola Camb., Clematis connata DC.), и это свидетельствует о сильных связях обеих флор.

Значительные количества родов и видов семейства Ranunculaceae содержат высокогорные флоры Северобирманской (14 родов, 60 видов) и Кхаси-Манипурской (10 родов, 50 видов) провинций. Показателем взаимосвязей горных флор на западе Восточноазиатской флористической области является наличие 10—12 общих родов Ranunculaceae во флоре вышеназванных, а также Сикано-Юньнаньской и Восточногималайской провинций. Во флорах всех четырех провинций участвуют, например, виды эндемичных для Восточной Азии

родов Beesia, Calathodes, Dichocarpum. Центральнокитайская провинция прилегает к Сикано-Юньнаньской провинции на востоке и характеризуется сочетанием горных и равнинных ландшафтов. Участие семейства Ranunculaceae в ее флоре значительно, особенно за счет произрастания видов на северо-западе, в горных лесах и на альпийских лугах — около 150 видов из 22 родов (Maximowicz, 1890; Handel-Mazzetti, 1939; Wang, 1957).

Наибольший интерес представляет наличие здесь шести родов, эндемичных для Восточноазиатской области (Calathodes, Beesia, Souliea, Urophysa, Dichocarpum, Kingdonia), общих с флорами Сикано-Юньнани и Восточных Гималаев. Кроме того, территория данной провинции является самым восточным рубежом нахождения видов рода Helleborus (из эндемичной для Восточной Азии секции Dicarpon Ulbr.). Флора Северокитайской провинции, занимающей территорию между Центральнокитайской и Маньчжурской провинциями, сравнительно бедна представителями семейства (15 родов, 70 видов), не содержит эндемичных родов, характеризуется невысоким уровнем видового эндемизма Ranunculaceae (Franchet, 1890; Handel-Mazzeti, 1939). Незначительное число видов всего двух родов — Clematis и Ranunculus содержат флоры Волкано-Бонинской и Токаро-Окинавской островных провинций, расположенных на юго-востоке Восточноазиатской области. Зато во флоре Тайваньской провинции, лежащей на той же широте, что и предыдушие провинции, представителей Ranunculaceae гораздо больше (9 родов, около 40 видов), по-видимому, за счет высокогорных видов, произрастающих на альпийских и субальпийских лугах (Ying Shao-Shun, 1975). Здесь отмечены как эндемичные для всей области роды Calathodes и Dichocarpum, общие с флорами Циркумбореальной области, а также виды, общие с японо-корейской флорой (Anemone stolonifera Maxim., Clematis meyeniana). Территория Тайваня представляет к тому же южную границу распространения родов Trollius и Aconitum.

В восточной части Восточноазиатской флористической области наиболее насыщена родами (22) и видами (150) семейства Ranunculaceae Маньчжурская провинция (Ворошилов, 1968; Воробьев и др., 1966).

Эндемичных родов, кроме общего с сикано-юньнаньской и японо-корейской флорами Semiaquilegia, здесь нет, эндемичных видов около 35 %. Характерной чертой маньчжурской

флоры является значительное участие видов Aconitum (37, из них 24 вида — эндемики), Thalictrum (16 и 4), Anemone (17 и 6 видов). В маньчжурской флоре хорошо представлены роды Enemion и Trautvetteria, отсутствующие на западе Восточноазиатской области, не обнаружены виды Paropyrum и Oxygraphis, сравнительно немного видов Delphinium, Clematis, Ranunculus. Флора Маньчжурской провинции содержит ряд видов, общих с западными провинциями этой области: Aconitum alboviolaceum Kom., A.volubile Pall. ex Koelle, Thalictrum filamentosum Maxim., T.minus L., причем все они считаются (Васильев, 1958; Малышев, 1965) третичными реликтами.

Территория Маньчжурии рассматривается (Попов, 1977) как рефугиум третичной теплоумеренной (неморальной) флоры. Считается, что хвойно-широколиственные леса с преобладанием умеренных флористических элементов существовали здесь с миоцен-плиоцена и претерпели в конце третичного и в четвертичном периоде сравнительно небольшие изменения. Но ископаемые виды Ranunculaceae в отложениях олигоцен-миоцена не обнаружены.

Флора Японо-Корейской провинции несколько беднее родами (20) и видами (130) Ranunculaceae (Siebold, Zuccarini, 1843; Hara, 1935; 1965). Кроме восточноазиатских эндемиков — дизъюнктов Semiaquilegia и Dichocarpum, общих с маньчжурской или западными провинциями, здесь есть еще один род, Anemonopsis, являющийся узколокальным эндемиком острова Хонсю.

Эндемичных видов Ranunculaceae около 45 %. Сравнительно большие количества эндемиков содержат роды Aconitum (11 и 9 видов), Anemone (16 и 8), Thalictrum (17 и 10 видов). Кроме того, эндемичны все 6 видов дизъюнктивного восточноазиатского рода Dichocarpum, отсутствующего в маньчжурской флоре.

Теплоумеренная лесная флора развивалась на данной территории, по данным Ф.Маэкавы (Maekawa, 1974), с олигоцен-миоцена, а Т.Танаи (Tanai, 1972) отметил, что мезофитные хвойно-широколиственные леса в значительной степени сохранили здесь, как и в Маньчжурии, свой исходный облик. Ф.Маэкава считает, что основное ядро японской флоры восточноазиатского происхождения и имеет 18 общих с маньчжурской флорой родов и 32 общих вида. Много общих видов содержат роды Anemone (17), Ranunculus (7), Thalict-

rum (6), но почти нет общих видов в родах Aconitum и Clematis. Характерной чертой японо-корейской флоры является также полное отсутствие видов Delphinium.

Сахалино-Хоккайдская провинция значительно беднее представителями Ranunculaceae как по родовому (17), так и особенно по видовому (80) составам (Miyabe, Tatewaki, 1935; Ohwi, 1965). Здесь есть один локально эндемичный род, Miyakea из родства Pulsatilla, эндемичных видов около 40 %, наибольшее количество эндемиков отмечено в родах Aconitum (13 и 10 видов), Pulsatilla (все 5 видов). Эта флора обнаруживает по участию видов и родов Ranunculaceae большую близость к флорам соседних маньчжурской (16 общих родов, 27 общих видов) и японо-корейской (15 родов, 23 вида) провинций, отличаясь отсутствием видов Eranthis, Enemion, Hepatica.

А.Л.Тахтаджян (1978) считает, что флора Сахалино-Хоккайдской провинции имеет также много общего с более северной циркумбореальной флорой Охотско-Камчатской провинции, и это относится в значительной степени к представителям Ranunculaceae (14 общих родов и 22 общих вида).

Таким образом, в пределах Восточноазиатской флористической области отчетливо просматриваются два центра дифференциации семейства Ranunculaceae. Флора западного центра, включающего Сикано-Юньнань и Восточные Гималаи, содержит 10 эндемичных родов, а также 3 дизъюнктивных евразиатских рода (Helleborus, Paropyrum, Oxygraphis), отсутствующие на востоке Восточной Азии. Во флоре восточного центра, состоящего из Маньчжурской, Японо-Корейской и Сахалино-Хоккайдской провинций, есть 2 эндемичных рода (Anemonopsis и Miyakea), и 2 восточноазиатско-североамериканских дизъюнкта (Enemion, Trautvetteria). Из общего родового состава (37) Ranunculaceae восточноазиатской флоры только треть родов (12) общая для запада и востока этой области. Самое примечательное заключается в том, что все они, Caltha, Trollius, Actaea, Cimicifuga, Aquilegia, Aconitum, Anemone, Clematis, Callianthemum, Adonis, Ranunculus, Thalictrum, характерны также для большинства провинциальных флор Циркумбореальной области, в том числе для всех провинций Сибири.

На основании наших данных можно предположить, что первичная дифференциация данного семейства на уровне многих триб и части родов происходила на более значительном, чем территория Восточной Азии, пространстве Евразии.

Большое количество представителей семейства Ranunculaceae (30 родов, около 400 видов) содержит флора Циркумбореальной области, лежащей в зонах умеренного и частично холодного климата и охватывающей обширные территории многих европейских стран, Советского Союза, Канады. Характерно, что в провинциальных флорах этой области эндемичные роды отсутствуют, а преимущественное большинство родов Ranunculaceae произрастает также во всех или некоторых провинциях Восточноазиатской области. Сибирь, т.е. азиатская часть территории Советского Союза, относящаяся к Циркумбореальной области, состоит из шести флористических провинций, основу растительного покрова которых составляют леса из хвойных пород — тайга. Современный климат Сибири суров, а таежные сибирские флоры беднее представителями Ranunculaceae, чем высокогорные или неморальные восточноазиатские флоры (24 рода, 220 видов), и гораздо меньше насыщены его эндемиками. В сибирских провинциальных флорах эндемичные секции и ряды Ranunculaceae отсутствуют, кроме того, их характерной чертой является невысокий уровень общности родового состава (12 из 24) и почти полное отсутствие общих для всех провинций видов семейства. Часть видов: Anemone sylvestris L., Thalictrum alpinum L., Pulsatilla patens (L.) Mill., Trollius asiaticus L., Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge, Anemone reflexa Steph. — характеризуются дизъюнктивными ареалами и рассматриваются (Горчаковский, 1963) как перигляциальные или еще более поздние (голоцен) реликты.

Считается (Васильев, 1958), что темнохвойная тайга сформировалась в ее современном облике в конце плиоцена-плейстоцене и таежные флористические комплексы Сибири сравнительно молоды. По-видимому, в их состав включались исходно более теплолюбивые неморальные элементы, которые затем значительно изменялись. Поэтому многие сибирские виды родов Trollius, Aconitum, Delphinium, Anemone, Ranunculus, Thalictrum рассматриваются в настоящее время как бореальные, но обнаруживают явные связи с горно-лесной или высокогорными флорами Западного Китая, с одной стороны, маньчжурской флорой хвойно-широколиственных лесов — с другой. Например, Actaea erythrocarpa Fisch., Aquilegia viridiflora Pall., Delpihinium grandiflorum L., Aconitum barbatum Pers. дизъюнктивно распространены в Сибири и Западном Китае.

В литературе есть и другое мнение — о более раннем (конец плиоцена) горном происхождении сибирской тайги, что тем не менее не исключает возможности взаимосвязи таежных и неморальных флористических комплексов и входящих в их состав видов Ranunculaceae. Видовой эндемизм Ranunculaceae в некоторых флорах сибирских провинций сравнительно высок, по-видимому, за счет ореоморфогенеза, происходящего в высокогорье Средней и Южной Сибири. Произрастающие в Сибири Actaea spicata L., A.erythrocarpa, Anemone altaica Fisch., Delphinium maakianum Regel, Eranthis sibirica DC. рассматриваются (Красноборов, 1976) как третичные реликты; Anemone narcissiflora L., Pulsatilla bungeana C.A.Mey., P.campanella Fisch., Aconitum anthora L. (Соболевская, 1946) — как гляциальные или перигляциальные реликты.

По участию представителей Ranunculaceae к восточноазиатским провинциальным флорам ближе всего флора Охотско-Камчатской провинции. Так, все 18 родов Ranunculaceae, виды которых распространены здесь, есть также в Восточной Азии, кроме того, больше половины видов общие с флорами Маньчжурской и Японо-Корейской провинций, а часть из них (Aquilegia amurensis Kom., Anemone scyensis Boiss., Pulsatilla taraoi (Makino) Takeda et Zamels) представляет собой эндемики. Вместе с тем в охотско-камчатской флоре отсутствуют виды теплолюбивых родов Enemion, Isopyrum, Eranthis, Hepatica, Dichocarpum.

Флора Забайкальской провинции, растительный покров которой состоит преимущественно из горных хвойных лесов и степных участков, по участию Ranunculaceae (около 100 видов из 18 родов) близка как к маньчжурской (17 общих родов и 25 общих видов), так и к монгольской (14 общих родов и 22 вида) провинциальным флорам.

Наиболее близки по составу Ranunculaceae флоры Среднесибирской и Алтае-Саянской провинций (общие все 19 родов и около 60 видов). Особенно много в их составе общих видов Aconitum (11 из 25), в том числе есть общие эндемики (A.biflorum Fisch., A.sajanense Kumin). Кроме того, в обеих провинциях произрастают эндемичные Aquilegia borodinii Schischk., Callianthemum ajanense (Regel) Vitasek. Общий уровень видового эндемизма Ranunculaceae около 15 %.

Роль Алтая в генезисе флор Евразии, в том числе семейства Ranunculaceae, была, по-видимому, значительной. Так,

А.А.Федоров (1952) рассматривал Алтай как возможное убежище элементов северной лесной флоры, Ю.Д.Клеопов (1941) предполагал, что через Алтай проходил северный путь расселения восточноазиатских неморальных элементов, по мнению И.М.Красноборова (1976), миграция восточноазиатских элементов на запад шла через Алтай или Саяны.

Сравнительно бедна представителями Ranunculaceae флора Северо-Восточносибирской провинции, растительный покров которой состоит из редкостойных лиственных лесов, кедрового криволесья, горных тундр и альпийских лугов. Она содержит около 60 видов из 13 родов (Hulten, 1968; Хохряков, 1975, 1977). Эндемичных видов Ranunculaceae здесь мало — 10 %, а треть видов общие с охотско-камчатской флорой, причем некоторые (Trautvetteria japonica Sieb. et Zucc., Anemone dichotoma L., A.debilis Fisch., Clematis fusca L.) рассматриваются (Хохряков, 1979) как мезофитные третичные реликты. Наиболее тесно данная флора связана, по-видимому, с флорой Арктической провинции, что проявляется в наличии 40 общих видов Ranunculaceae. Это преимущественно виды с широкими ареалами (Anemone richardsonii Hook., Coptis trifoliata L., Oxygraphis glacialis, Thalictrum alpinum, Ranunculus hyperboreus Rottb), но есть и общие эндемики (Trollius chartosepalus Schipcz, Delphinium ochotense Nevski).

Представители Ranunculaceae во флоре Западносибирской провинции, в которой преобладают равнинный рельеф и таежные ландшафты, обнаруживают связи с флорой Ирано-Туранской области (общие роды Ficaria, Consolida, Myosurus, Ceratocephalus). Родовой состав Ranunculaceae во флоре Североевропейской провинции (16 родов) общий с западносибирской флорой, кроме того, общими являются 25 из 50 видов. Флора Арктической провинции содержит около 80 видов из 12 родов Ranunculaceae (Polunin, 1959; Hulten, 1968). Большинство представителей этого семейства (свыше 50 видов из 10 родов) распространены в тундрах Арктики ограниченно, зато почти обычны в тайге Сибири и Канады, в связи с чем могут рассматриваться как бореальные, а не арктические элементы. Это многие виды Trollius, Delphinium, Anemone, Pulsatilla. Часть видов (Aconitum delphinifolium DC., Delphinium brachycentrum Ledeb., Anemone richardsonii) произрастают преимущественно в тундре и могут считаться гипоарктическими видами.

К аркто-альпийцам, произрастающим в альпийском поясе гор Северного полушария и арктической тундре, относятся такие виды, как Anemone drummondii Wats, A.sibirica L., A.multiceps (Greene) Stanley, Oxygraphis glacialis, Thalictrum alpinum. Сугубо арктических видов Ranunculaceae сравнительно немного: Trollius chartosepalus, Delphinium ochotense, D.chamissonis Pritz. et Walp., D.middendorphii Trautv., Ranunculus pallasii Schlecht., R.pygmaeus Wahlb., R.sabinii R.Br., R.affinis R.Br. — около 10 видов. Видам Ranunculaceae, произрастающим в Арктике, присущи широкие ареалы, в том числе 26 видов из 9 родов распространены в Евразии и Северной Америке (Polunin, 1959), что свидетельствует об интенсивном флористическом обмене между арктическими территориями Евразии и Северной Америки. В целом наш анализ особенностей распространения представителей Ranunculaceae в Арктической провинции подтверждает мнение А.И.Толмачева (1960) и Л.Ю.Буданцева (1975) о сравнительной молодости флористических комплексов Арктики.

Флора Канадской провинции, включающей субарктические районы Аляски и Канады, близка по родовому составу Ranunculaceae к флоре Арктической провинции, но видовой состав шире за счет бореальных видов Delphinium, Aquilegia, Anemone, Clematis (Davis, 1900).

Большая часть территории Европы входит в состав Атлантическо-Европейской, Центральноевропейской и Восточноевропейской провинций, во флорах которых участвует около 220 видов из 5 родов Ranunculaceae (Бобров и др., 1937; Chater et al., 1964; Вісюліна, 1952; Чопик, 1976). Наиболее насыщена представителями этого семейства флора Центральноевропейской провинции. Сравнительно большие количества эндемиков содержат Aconitum и Aquilegia, а общий уровень видового эндемизма лютиковых здесь около 25 %. По участию родов этого семейства центральноевропейская флора занимает среди провинциальных флор мира одно из ведущих мест.

Флора Восточноевропейской провинции содержит около 100 видов Ranunculaceae из 21 рода. В ней, в отличие от центральноевропейской флоры, отсутствуют виды родов Eranthis, Callianthemum, а общий уровень видового эндемизма этого семейства не превышает 15 %. По участию видов Ranunculaceae флора Атлантическо-Европейской провинции близка
 к флоре Восточноевропейской (21 род, около 100 видов),

но эндемичных видов еще меньше (около 10 %). Флора Балканской провинции содержит больше родов Ranunculaceae (23), но видов еще меньше (около 80), эндемиков среди них немного (Chater et al., 1964).

Характерными чертами всех четырех рассмотренных провинциальных флор Европы являются общий в значительной степени родовой состав семейства Ranunculaceae и наличие значительного количества общих видов — 40 видов для флор Центрально- и Атлантическо-Европейской провинции, 50 видов для Центрально- и Восточноевропейской, 45 видов для Центральноевропейской и Балканской провинций. Мы отметили также большую степень родства европейских и сибирских представителей Ranunculaceae, выражающуюся в наличии 20—50 общих видов в европейских и сибирских провинциальных флорах.

Значительный интерес представляют евразиатские роды с дизъюнктивными ареалами. Так, виды Callianthemum произрастают в Центральной Европе, но отсутствуют в Восточной Европе и Западной Сибири, встречаясь затем в Восточной Сибири и на Алтае. Также интересен Helleborus, виды которого более или менее широко распространены на территории всех европейских провинций и полностью отсутствуют во флорах всех сибирских провинций, но есть в Западном Китае. Еще более широкая дизъюнкция у одного из видов Aconitum — A.moldavicum Jacq., произрастающего в горах Центральной Европы и Западном Китае (Lauener, Tamura, 1978). Китайско-гималайские связи европейских представителей семейства Ranunculaceae выражены наличием 18 общих родов и нескольких общих видов, большинство из которых (Actaea spicata, Isopyrum thalictroides, Helleborus purpurascens Waldst. et Kit., Anemone nemorosa L., Hepatica nobilis Garsault) рассматриваются как третичные реликты.

Европейская флора является, по мнению М.Г.Попова (1977), производной от третичной листопадной теплоумеренной флоры, т.е. почти одного возраста с восточноазиатской неморальной флорой. Вместе с тем евразиатские флористические связи могли развиваться не раньше чем с плиоцена. Впоследствии третичная флора на территории Европы сохранилась в убежищах — таких, как Карпаты, Альпы.

Две провинции, находящиеся на территории Кавказа, Кавказская и Эвксинская, входят в состав Циркумбореальной флористической области, а еще три провинции включа-

ются: Гирканская и Армено-Иранская — в Ирано-Туранскую, Крымско-Новороссийская — в Средиземноморскую области. Флора Кавказской провинции содержит около 150 видов Ranunculaceae из 19 родов (Кузнецов и др., 1903; Гроссгейм, 1936; Кемулариа-Натадзе, 1966). Родовой состав этого семейства во флоре данной провинции общий с европейскими флорами, но несколько беднее за счет отсутствия видов Eranthis, Isopyrum, Cimicifuga, Callianthemum, Hepatica, Oxygraphis. Набор видов Ranunculaceae здесь специфичен, и видов с европейско-кавказскими ареалами почти нет, уровень видового эндемизма составляет около 30 %, а два рода, Delphinium, Ranunculus, содержат во флоре Кавказа эндемичные ряды. Таким образом, высокогорье Кавказа рассматривается (Кемулариа-Натадзе, 1966) как один из вторичных центров дифференциации семейства Ranunculaceae. Кавказ был мощным центром позднеплиоцен-плейстоценового ореоморфогенеза с переработкой исходной субтропической лесной полтавской флоры и мигрантов из более восточных флористических центров, распространившихся сюда через Европу, Сибирь (северный путь) и Малую, Переднюю Азию (южный путь). Представители семейства Ranunculaceae использовали для распространения на Кавказ, судя по анализу ареалов, оба пути, и их можно рассматривать по этим особенностям в составе двух групп. В первую группу входят такие виды, как Helleborus orientalis Lam., имеющий связи с центрально- и южноевропейскими видами, Pulsatilla aurea (Somm. et Lev.) Juz. (виды, близкие к ней, произрастают дизъюнктивно в Альпах, Карпатах и горах Северной Америки), Aconithum anthora с дизъюнктивным евросибирско-кавказским ареалом, а также Anemone nemorosa, A.ranunculoides L., A.sylvestris, Adonis vernalis L., спорадически распространенные на территории нескольких европейских и сибирских флористических провинций. Все они рассматриваются как третичные, реже — плейстоценовые реликты.

Во второй группе преобладают мало- и переднеазиатские связи, и она сравнительно многовидовая (состоит из Caltha polypetala Hoschst., Trollius ranunculinus (Smith) Stearn., Aconitum orientale Mill., Delphinium caucasicum C.A.M., D.foetidum Lomak., Aquilegia olympica Lomak., Anemone caucasica Willd., Adonis bienertii A.Butk., Pulsatilla albana (Stev.) Bercht. et Presl.).

 Флора Эвксинской провинции немного богаче родами

семейства за счет Actaea и Eranthis, но насыщенность ее видами данного семейства, а также уровень видового эндемизма сравнительно невысоки (Гроссгейм, 1936; Кемулариа-Натадзе, 1966). В эвксинской флоре много видов Ranunculaceae, общих с флорой Кавказской провинции, в том числе немало общих эндемиков (Aquilegia colchica Kem.-Nath., Aconitum pubiceps (Rupr.) Trautv., Pulsatilla aurea, P.violacea Rupr., Anemone speciosa Adams., A.fasciculata L., Delphinium flexuosum Bieb., D.speciosum Bieb.). Часть из них имеют колхидские корни, т.е. связаны в происхождении с западнокавказским рефугиумом позднетретичной лесной флоры, в котором, по В.П.Малееву (1941), важную роль играли реликтовые элементы с северо-восточными связями.

Судя по характеру распространения представителей Ranunculaceae на обширной территории Циркумбореальной области, дифференциация этого семейства на трибы и основные роды происходила в Евразии до формирования областных и провинциальных флор, а в горах Сибири, Средней и Южной Европы, а также Кавказа имел место вторичный ореоморфогенез. Спектр жизненных форм семейства Ranunculaceae во флоре Циркумбореальной области близок к спектру для флоры Восточной Азии.

К Бореальному флористическому подцарству относятся две области на территории Северной Америки: Атлантическо-Североамериканская и область Скалистых гор.

Во флоре Атлантическо-Североамериканской области, состоящей из Аппалачской провинции, а также провинций Атлантической низменности и Североамериканских прерий, насчитывается около 130 видов семейства Ranunculaceae из 21 рода (Palmer, Stejermark, 1935; Jones, Fuller, 1955; Radford, et al., 1968; Keener, 1976, 1977). Три рода (Anemonella, Hydrastis, Xanthorhiza) в этой флоре эндемичны. Все они монотипны и обособлены от других родов.

Остальные 18 родов семейства во флоре Атлантическо-Североамериканской области общие с флорами евразиатских бореальных областей, причем в 12 родах (Caltha, Actaea, Cimicifuga, Aconitum, Delphinium, Enemion, Anemone, Pulsatilla, Clematis, Coptis, Ranunculus, Thalictrum) есть секции с евразиатско-североамериканскими ареалами. Видовой эндемизм изучаемого семейства составляет в этой флоре около 30 %, заметные количества эндемичных родов содержат роды Clematis (11 из 20) и Delphinium (5 из 10).

Все это дает основание считать, что на востоке североамериканского континента находился один из центров формообразования семейства Ranunculaceae, давший эндемичные роды Anemonella, Hydrastis, Xanthorhiza, а также часть евразиатских родов.

Третичная теплоумеренная лесная флора, по литературным данным (Тахтаджян, 1978, и др.), развивалась на территории Евразии и Северной Америки одновременно или почти одновременно (палеоген — начало неогена). Длительный период между территориально разобщенными в настоящее время флорами евразиатского и североамериканского континентов происходили обмен и взаимопроникновение элементов, причем евразиатская часть флоры играла, возможно, в обмене элементами ведущую роль. Флоры Европы и атлантической части Северной Америки, с одной стороны, Азии и тихоокеанской части Северной Америки — с другой, из-за существования меридиональных преград — Сибирского моря на территории Евразии и Мексиканского пролива — в Северной Америке, а также нескольких мостов суши в атлантическом и тихоокеанском районах были больше связаны между собой, чем флоры Европы и Азии, а также запада и востока Северной Америки. По-видимому, этим можно объяснить наличие нескольких общих или близких видов во флорах Восточноевропейской и Аппалачской провинций (Actaea spicata L. — A.rubra (Ait.) Willd., Hepatica nobilis Garsault. — H.americana (DC.) Kern.).

Область Скалистых гор состоит из двух провинций — Скалистых гор и Ситкано-Орегонской. В ее флоре отмечено около 100 видов лютиковых из 17 родов (Davis, 1900; Abrams, 1944; Ewan, 1945). Родовой состав этого семейства здесь беднее, чем в предыдущей области, нет эндемичных родов, но уровень видового эндемизма выше. Флора области Скалистых гор содержит эндемики из родов Aquilegia, Coptis, Anemone, Ranunculus, причем некоторые виды последнего рода образуют эндемичные секции. Cyrtorhyncha (L.) Bens. и Pseudoaphanostemma (A.Gray) L.Bens.), выделяемые иногда (Greene, 1897) в самостоятельные роды. Все роды Ranunculaceae во флоре области Скалистых гор общие с родами данного семейства флоры Атлантическо-Североамериканской области, но общих видов мало, что подтверждает мнение о самостоятельном развитии этих флор.

 Связи флор области Скалистых гор и Восточноазиатской

области выражаются в наличии нескольких пар викарирующих (Coptis japonica (Thunb.) Makino — C.asplenifolia Salisb., Trautvetteria japonica Sieb. et Zucc. — T.grandis Nutt., Enemion raddeanum Regel — E.hallii (Torr. et A.Gray) Rafin., Cimicifuga simplex Wormski — C.podocarpa Ell.), а также общих видов (Thalictrum sparsiflorum Turcz. ex Fisch. ex Mey).

Мадреанское подцарство Голарктического царства занимает юго-запад Северной Америки и Мексиканское нагорье в Центральной Америке, а Мадреанская область, образующая его, состоит из четырех провинций, Большого Бассейна, Сонорской, Нагорно-Мексиканской и Калифорнийской, и участие представителей семейства Ranunculaceae в их флорах весьма различно. Во флорах провинций Большого Бассейна и Сонорской видов данного семейства почти нет, но в горнолесных, а также луговых флористических комплексах Нагорно-Мексиканской и особенно Калифорнийской провинций участие представителей Ranunculaceae значительно (Munz, Keck, 1959; Lewis, 1972). Эндемичных родов нет, но роды Clematis и Thalictrum содержат эндемичные секции или подсекции, кроме того, общий уровень видового эндемизма (47 %) Ranunculaceae во флорах Мексики и Калифорнии намного выше, чем в обеих бореальных флорах Северной Америки. Наибольшие количества эндемиков содержат роды Thalictrum (28 из 50), Delphinium (16 из 39), Clematis (7 из 9), Ranunculus (6 из 31). Весь родовой состав семейства в мадреанской флоре общий с флорой области Скалистых гор, общих видов больше 30, а связи мадреанской и восточноазиатской флор выражаются в наличии ряда викарирующих и общих видов (Actaea erythrocarpa Fisch. — A.arguta Nutt., Anemone nemorosa — A.quinquefolia L.).

Наш анализ участия представителей Ranunculaceae в калифорнийской провинциальной флоре подтвердил мнение о значительной связи этой флоры с более северной флорой умеренно-мезофитного типа (Stebbins, Major, 1965), и A.quinquefolia и другие виды являются реликтами третичных листопадных лесов, а большинство эндемиков во флоре Калифорнии сравнительно молодые.

Таким образом, рассмотрение современного участия представителей лютиковых во флористических областях Северной Америки подтвердило, что это семейство длительное время развивалось в составе третичной лесной теплоумеренной флоры, общей для циркумполярных территорий Се-

верного полушария. Наиболее древней на североамериканском континенте является, по-видимому, флора Аппалачской провинции — рефугиум третичной флоры, в котором сохранились раннетретичные реликтовые роды Anemonella, Hydrastis, Xanthorhiza. Судя по характеру их распространения, возраст дифференциации этих родов более поздний по сравнению с возрастом восточноазиатских эндемичных родов. Горы Калифорнии и Скалистые горы можно рассматривать как вторичные центры дифференциации Ranunculaceae. Спектр жизненных форм семейства в североамериканских флорах близок к таковым восточноазиатской и циркумбореальной флор.

Сравнительно много представителей Ranunculaceae (150 видов из 17 родов) содержит флора Средиземноморской области, представляющей собой западную часть района Древнего Средиземья (Post, Dinsmore, 1932; Chater et al., 1964; Maire, 1964). Эндемичных родов нет, эндемичных видов около 30 %. Характерно, что роды Ranunculaceae, распространенные здесь, содержат значительные количества однолетних видов или полностью состоят из них. Среди провинциальных флор более других насыщена представителями Ranunculaceae восточносредиземноморская, которая имеет в пределах Средиземноморской области наиболее ксерофитный характер. Сравнительно большими количествами видов представлены роды с однолетниками Nigella, Delphinium, Consolida, Adonis, они же содержат наибольшие количества эндемиков. Значительно меньше видов Ranunculaceae содержат флоры Лигурийско-Тирренской, Юго-Западносредиземноморской, Южносредиземноморской, Иберийской, Крымско-Новороссийской провинции (40—60 видов из 10—13 родов), а эндемичные их виды представляют собой преимущественно травянистые многолетники со связями в более северных европейских флорах (из родов Helleborus, Aquilegia, Thalictrum). Во флорах Балеарской, Адриатической и Южно-Марокканской провинций представителей семейства немного (от 10 до 20 видов из 5—6 родов).

Флора Сахаро-Аравийской области, состоящей из Сахарской и Египетско-Аравийской провинции, по участию в ней представителей лютиковых ближе всего к флоре Южномарокканской провинции (Post, Dinsmore, 1932). Вместе с тем сахаро-аравийская флора, как показал наш анализ, сильно отличается по составу родов и видов семейства и особенно по характеру их эндемизма (ниже 10 %).

Почти отсутствуют виды Ranunculaceae во флоре Макаронезийской области, образованной Мадейрой, Азорскими, Канарскими островами и островами Зеленого мыса. Ирано-Туранская область включает (по А.Л.Тахтаджяну, 1978) Южное Закавказье, Малую, Переднюю, Среднюю, а также Центральную Азию, а ее флора содержит около 400 видов из 28 родов Ranunculaceae, занимая среди областных флор земного шара третье место после флор Восточноазиатской и Циркумбореальной областей. Большинство представителей Ranunculaceae входит в состав флоры Переднеазиатской подобласти, представляющей собой восточную окраину района Древнего Средиземья (полный родовой и почти полный видовой составы этого семейства), в то время как во флоре Центральноазиатской подобласти их всего около 180 видов из 23 родов. Наблюдаются также сильные отличия по уровню видового эндемизма Ranunculaceae.

Среди провинциальных флор Переднеазиатской подобласти наиболее насыщена представителями Ranunculaceae флора Армено-Иранской провинции (180 видов из 23 родов — Parsa, 1951; Gilli, 1954; 1964; Chowdhuri et al., 1958; Davis et al., 1965; Кемулариа-Натадзе, 1966; Riedl., 1979), занимающей обширные территории Армянского, Малоазиатского и Иранского нагорий и характеризующейся сочетанием высокогорных сообществ с фриганоидными и пустынными фитоценозами. Но уровень видового эндемизма этого семейства здесь ниже 15 %, а эндемичных родов, их секций и рядов нет. Заметные количества эндемичных видов содержат только 2 близких рода, Delphinium (38 видов, из них 11 эндемиков) и Consolida (24 и 10 видов). Обращает на себя внимание большое количество видов (около 70), общих с циркумбореальными кавказскими флорами, т.е. флорами Кавказской и Эвксинской провинций (Aconitum orientale, A.cochleare Worosch., Anemone blanda Schott. et Kotschy, A.fasciculata, A.impexa, Pulsatilla violacea, P.armena (Boiss.) Rupr., Ranunculus anemonaefolius DC., R.meridionalis Grossh., R.oreophilus Bieb.).

Флора Армено-Иранской провинции по насыщенности видами Ranunculaceae богаче обеих кавказских флор Циркумбореальной области за счет участия реликтовых лесных видов Actaea spicata и Isopyrum thalictroides, а также ореофитов с восточноазиатскими связями — видов Eranthis, Paraquilegia, Paropyrum. В отличие от собственно кавказских

флор в армено-иранской флоре значительную роль играют виды Ranunculaceae — однолетники, составляющие более чем треть общего количества видов данного семейства. Особенности участия представителей во флоре Армено-Иранской провинции отражают роль, которую она сыграла в распространении их из восточноазиатского центра дифференциации на запад и из средиземноморского центра на восток.

Туркестанская провинция включает (по Р.В.Камелину, 1973 и А.Л.Тахтаджяну, 1978) большинство горных хребтов Средней Азии на территории Советского Союза и сопредельных стран, а ее флора занимает среди провинциальных флор Ирано-Туранской области второе место по родовой и видовой насыщенности Ranunculaceae (22 рода, около 140 видов). Одновременно она является одной из самых насыщенных представителей семейства Ranunculaceae провинциальных флор мира и характеризуется высоким (около 35 %) эндемизмом этого семейства (Камелин, 1973, и др.). Наибольшие количества эндемичных видов содержат роды Delphinium, Anemone, Ranunculus, в них же есть эндемичные для туркестанской флоры ряды, для видов которых характерно наличие клубнекорневищ или клубнекорней. Часть видов Ranunculaceae (Trollius lilacinus Bunge, Delphinium brunonianum Royle, Paraquilegia microphylla (Royle) Drumm. et Hutch., Paropyrum anemonoides Ulbr., Hepatica falconeri Thom. et Hook.) является дизъюнктами с восточноазиатскими связями и может рассматриваться как реликты.

Особенности участия видов Ranunculaceae в туркестанской флоре отражают характер горной среднеазиатской флоры, а также окраинное положение этой флоры в системе провинций и областей Древнего Средиземья, флора которого развивалась с начала третичного периода как субтропическая флора полтавского типа. В неогене и плейстоцене территория Средней Азии была ареной взаимодействия евразиатской гумидной лесной флоры, юго-восточную часть которой Р.В.Камелин (1973) назвал пригималайско-средиземноморской ветвью арктотретичной флоры, и более южной ксерофитной флоры. Многие среднеазиатские виды Ranunculaceae, эндемичные для Туркестанской и других провинций, должны быть связаны с плейстоцен-голоценовыми орогеническими процессами.

Флора Гирканской провинции, на территории которой находилось общепризнанное кавказское убежище третичной теплоумеренной флоры (Талыш), значительно беднее видами

Ranunculaceae (около 50, видов из 12 родов), и уровень их видового эндемизма невысокий (Гроссгейм, 1936; Флора Азербайджана, 1958).

Сравнительно небольшие количества представителей Ranunculaceae содержат флоры Центральноанатолийской, Месопотамской и Туранской провинций. В них более или менее заметное участие принимают роды Nigella, Consolida, Delphinium, Adonis, Ranunculus, среди видов которых преобладают однолетники.

Флора Западногималайской провинции по насыщенности видами и родами Ranunculaceae, а также по их составу ближе всего к восточногималайской флоре (около 100 видов из 20 родов — Stapf, 1905; Lauener, 1963, 1964; Tamura, 1968a, b; Hooker, 1973). Ее характерной чертой является наличие общегималайских эндемиков (Trollius acaulis Lindl., Aconitum spicatum (Bruhl) Stapf, Anemone rupicola), а также реликтовых евразиатских дизъюнктов (Actaea spicata, Isopyrum thalicthroides, Hepatica falconeri, Clematis grata Wallr.). Кроме того, здесь встречаются восточноазиатские виды Anemone vitifolia Buch.-Ham., Clematis buchananiana DC. В западногималайской флоре есть один локально эндемичный род Alexeya, нет Pulsatilla и почти нет однолетних видов Nigella, Adonis, Myosurus. Во флоре Северобелуджистанской провинции представителей Ranunculaceae меньше (около 50 видов из 14 родов), а связи их с ксерофитными ирано-туранскими видами более заметны.

На территории Центральноазиатской подобласти наибольшие количества представителей Ranunculaceae содержит флора Джунгаро-Таньшанской провинции (Бобров и др., 1937; Камелин, 1973). Эндемичных родов, секций и рядов Ranunculaceae в этой флоре нет, уровень видового эндемизма данного семейства составляет около 10 %. Заметные количества видов отмечены для родов Aconitum (A.karakolicum Rapos.), Delphinium (D.confusum M. Pop.), Anemone (A.crinita Juz.), Ranunculus (R.paucidentatus Schrenk.), но преобладают виды, общие с флорами Туркестанской или Центральнотяньшанской провинции. Джунгаро-тяньшанскую флору сближает с восточноазиатскими флорами почти полное отсутствие однолетников из родов Nigella, Myosurus, Adonis, а также наличие ряда общих родов и видов. Близка к джунгаро-тяньшанской флоре по участию представителей Ranunculaceae флора Центральнотяньшанской провинции (весь

родовой и три четверти видового состава), но она беднее (около 60 видов из 19 родов) и менее насыщена эндемиками.

В состав тибетской провинциальной флоры Центрально-азиатской подобласти входит около 80 видов из 19 родов Ranunculaceae, которые произрастают по западной или восточной окраине. Это общие с туркестанской флорой Callianthemum alatavicum Freyn, Pulsatilla kostyczewii (Korsch.) Juz., Aconitum rotundifolium Kar. et Kir., а также общие с западно-китайской и гималайской флорами Anemone obtusiloba D.Don, A.demissa Hook. et Thom., Thalictrum ruthaefolium Hook. et Thom. Флора Монгольской провинции по насыщенности представителями Ranunculaceae занимает среди провинциальных флор Центральной Азии и всей Ирано-Туранской области значительное место (около 100 видов из 17 родов). Но уровень видового эндемизма этого семейства в ней ниже 10 %, и весь родовой и почти три четверти видового состава его общие с флорами Сибири. Особенно близка монгольская флора по участию представителей лютиковых к алтае-саянской флоре (свыше 60 общих видов).

Таким образом, флора Древнесредиземноморского подцарства сыграла важную роль в дифференциации семейства лютиковых. С аридными условиями на значительной ее территории связано развитие жизненных форм однолетников в неблизкородственных группах семейства Ranunculaceae (Nigella из трибы Helleboreae, Delphinium, Consolida, Aconitella из трибы Delphineae, Adonis, Myosurus, Ranunculus, Ceratocephalus из трибы Ranunculeae). Кроме того, через территорию ряда провинций Древнего Средиземья проходило распространение многих групп семейства с востока на запад, и наоборот, а некоторые провинции были местом орео- и ксеро-морфогенеза, преимущественно на видовом уровне.

Палеотропическое царство включает 6 подцарств и 10 флористических областей. Африканское подцарство состоит из четырех областей (Гвинео-Конголезская, Судано-Замбезийская, Карру-Намиба, острова Святой Елены и Вознесения). На территории Африки произрастает около 50 видов из 10 родов семейства лютиковых (Staner, Leonard, 1951; Milne-Redhead, Turill, 1952).

Распределение представителей Ranunculaceae в африканских флорах крайне неравномерное. Так, в дождевых лесах равнин и низкогорья Западной и Центральной Африки его видов очень мало (четыре вида рода Clematis и Clematop-

ків). Совсем нет их на больших пространствах тропических пустынь Африки, Аравийского полуострова и побережья Передней Азии. В то же время большинство представителей Ranunculaceae (около 40 видов из 7 родов) входит в состав горно-лесной и высокогорной флор Восточной Африки.

Горы Восточной Африки (Эльгон, Килиманджаро) расположены на юге Эфиопии, в Кении, Танзании и Уганде и относятся к двум областям Африканского подцарства Гвинео-Конголезской и Судано-Замбезийской. Поэтому формально флоры этих областей характеризуются близкой насыщенностью представителями Ranunculaceae, в действительности же на значительной части территории всех африканских областей с тропическим климатом их нет или почти нет, а горная восточноафриканская флора содержит заметное их количество. Наиболее интересно и значительно то, что почти все роды этого семейства в горной флоре Восточной Африки (Delphinium, Anemone, Clematis, Ranunculus, Thalictrum) общие с флорами Восточноазиатской и Циркумбореальной областей, а их виды проявляют родственные связи с видами бореальных флор. Например, в альпийском и субальпийском поясах горы Килиманджаро на высоте 2,7—4,8 тыс. м распространена Anemone thomsonii Oliv. из монотипного эндемичного ряда Kilimandscharicae Ulbr., а один из наиболее близких к ней видов A.glaucifolia Franch. произрастает в высокогорье Западного Китая. Очень интересны виды, дизъюнктивные ареалы которых охватывают, кроме Африки, Индостан, Гималаи, Западный Китай (Delphinium dasycaulon Fresen, Clematis grata L.). По характеру их ареалов можно судить о путях распространения данных видов и групп, которые они представляют.

Наши данные об участии представителей семейства лютиковых в горной африканской флоре подтверждают мнение О.Хедберга (Hedberg, 1957) и других авторов о связях так называемой афро-альпийской флоры с палеобореальной флорой Евразии. Их можно рассматривать как одно из доказательств вторичности распространения Clematis и других родов Ranunculaceae в тропическом климате. Поэтому возможно, что роды Knowltonia и Clematopsis, характерные для Африки и Мадагаскара, сформировались в горах Восточной Африки, где условия близки к умеренному климату, затем их виды частично спустились вниз, расширив свою экологи-

ческую амплитуду. Мадагаскарское подцарство (и соответственно Мадагаскарская область) содержит в своей флоре меньше 10 видов из двух родов (Clematopsis и Ranunculus).

Капское царство, состоящее из Капской области, занимает южную оконечность африканского континента. Представителей Ranunculaceae в капской флоре немного, и все роды, а также больше трети видов (Anemone alchemillaefolia E.Mey, A.capensis L., Knowltonia transwaalensis Szyszil и др.) общие с другими африканскими флорами. Лютиковые капской флоры обнаруживают связи с восточноазиатскими группами этого семейства, например A.alchemillaefolia, A.capensis из родства A.thomsonii. По-видимому, представители Ranunculaceae распространились из Европы в Африку, а затем произошел местный морфогенез в орео-, и термофитном направлениях.Длительное существование моста суши между Евразией и Африкой способствовало распространению лютиковых в Африку с севера, формирование высоких гор на востоке этого континента в среднем миоцене было причиной ореоморфогенеза.

Флора Индо-Малезийского подцарства, состоящего из Индокитайской, Индийской и Малезийской областей, содержит 6 родов и 60 видов лютиковых (Eichler, 1958; Legris, 1963; Tamura, 1980). Наиболее насыщена представителями Ranunculaceae флора Малезийской области, наименее — флора Индокитая. Почти все роды (Delphinium, Anemone, Clematis, Ranunculus, Thalictrum) общие с восточноазиатской, циркумбореальной и африканскими флорами, эндемичных родов и секций нет.

Преимущественное большинство видов семейства на территории Индо-Малезии произрастает в горах на высоте 1,5—4 тыс. м и входит в состав горно-тропических флор, для которых характерны высокий уровень видового эндемизма, с одной стороны, родственные связи с горными флорами других флористических областей, в том числе с умеренным климатом, — с другой. Так, количество эндемичных видов лютиковых составляет в Малезийской флоре около 40 % — за счет высокогорных видов Clematis (C.javana DC.) Ranunculus (R.tridens Ridl.) и Anemone (A.sumatrana De Vriese) и др. Среди видов, общих с восточноазиатскими флорами, можно назвать Anemone polyanthes, A.vitifolia. Clematis montana Ham. ex DC., C.smilacifolia Wallr., кроме того, есть виды с тасманийско-новозеландскими и южноамерикан-

скими связями (Anemone rivularis Buch-Ham., Clematis pickeringii A.Gray).

Таким образом, можно рассматривать Индо-Малезию как район, в котором происходил ореоморфогенез семейства лютиковых на видовом уровне. Горные территории островов Малезии служили также, по-видимому, транстропическим мостом для проникновения его представителей в Южное полушарие.

В Полинезийской, Гавайской (Полинезийское подцарство) и Новокаледонской (Новокаледонское подцарство) областях распространено несколько видов родов Clematis и Ranunculus.

В состав Неотропического царства входят области на территории Центральной и преимущественно Южной Америки, флоры которых весьма различны по насыщенности лютиковыми. Флоры Амазонской, Бразильской, Карибской областей, а также области Гвианского нагорья, занятых преимущественно тропическими лесами, сухой саванной "серрадо", каатингой, содержат незначительные количества видов одного рода Clematis — C.dioica L., C.haenkeana Presl. и др. (Lourteig, 1951). Горная провинция Параны Амазонской области, для которой характерны араукариевые и листопадные мезофитные субтропические леса, а также высокогорные открытые местообитания, составляет исключение. Здесь, в горах Сьерра до Мар и Сьерра до Мантиквейра, на высоте 1,4—1,5 тыс. м произрастает 2 вида Anemone — A.glazówiana Ulbr. и A.sellowii Pritz., имеющие родственные связи с высокогорными видами из флор Центральной и Южной Америки (A.mexicana H.B.K., A.antucensis Poepp.).

Флора Центрально-Американской провинции Карибской области содержит, кроме видов Clematis, также несколько видов Ranunculus и Thalictrum — представителей горноумеренной флоры.

Андийская область Неотропического царства состоит из меридиональной полосы горных хребтов, вытянутых вдоль западного побережья Южной Америки, от северо-запада Венесуэлы до севера Чили, а ее флора наиболее насышена представителями Ranunculaceae (около 60 видов из 9 родов лютиковых — Lourteig, 1951). Здесь есть два эндемичных монотипных рода — Capethia из родства Pulsatilla, Laccopetalum из трибы Ranunculaceae, виды которых встречаются в альпийском поясе на высоте 4—5 тыс. м. Остальные роды

этого семейства во флоре Анд (Caltha, Anemone, Clematis, Myosurus, Ranunculus, Thalictrum, Halerpestes) общие с флорами областей Бореального и Мадреанского подцарств. Эндемиков среди видового состава Ranunculaceae андийской флоры немного (в родах Clematis и Ranunculus, часть видов которого рассматривается иногда в качестве самостоятельного рода Krapfia DC.). Характерной чертой флоры Андийской области является наличие значительного количества дизъюнктивных видов семейства с ареалами, охватывающими, кроме Анд, более северные районы Америки (Anemone multifida Poir., A.decapetala Ard., Thalictrum decipiens Boiv., Ranunculus praemorsus H.B.K. ex DC., R.cymbalaria), что указывает на родство андийских и североамериканских лютиковых.

Кроме того, есть виды, общие с голантарктическими флорами: Caltha sagittata Cav., Clematis sericea H.B.K., Ranunculus chilensis DC., R.flagelliformis Smith и др. (иногда выделяется в самостоятельный род Casalea St. Hill.), R.apiifolius Pers. и др. (рассматривается некоторыми авторами в качестве отдельного рода Aphanostemma St. Hill.). Некоторые виды (Anemone helleborifolia DC., Clematis pickeringii) общие с флорой Восточной Азии или родственны ее видам.

Голантарктическое царство включает Чилийско-Патагонскую и Новозеландскую области, а также область Субантарктических островов. Чилийско-Патагонская область характеризуется сочетанием горных ландшафтов, степных и кустарничковых сообществ, полупустынь, а ее флора содержит около 50 видов из 8 родов Ranunculaceae, (Lourteig, 1951), которые распространены здесь преимущественно в высокогорных (Анды) или болотно-тундровых местообитаниях крайнего юга. В этой флоре есть эндемичный род Barneoudia из родства Anemone, виды которого произрастают на высоте 3,5—4,5 тыс. м, кроме того, род Hamadryas общий с флорой области Субантарктических островов. Уровень видового эндемизма этого семейства здесь, как и в андийской флоре, сравнительно невысок (около 20 %), и эндемики — это преимущественно виды родов Anemone, Ranunculus, причем виды первого рода образуют эндемичные ряды Rigida Ulbr. и Hepaticaefolia Ulbr. секции Rivularidium. Среди чилийско-патагонских представителей Ranunculaceae наиболее интересны виды, дизъюнктивно распространенные в Северном и Южном полушариях (Anemone multifida, Myosurus apetalus Gay.). Кроме того, есть ряд общих или викари-

рующих чилийско-патагонско-новозеландских видов (Ranunculus biternatus Smith., R.caprarum Skottsb. — R.nivicolus Hook., Myosurus apetalus — M.novae-zeylandiae Oliv.).

Таким образом, южноамериканскую флору можно рассматривать как один из важных вторичных центров орео- и криоморфогенеза семейства. Общность происхождения и развития его видов в андийской и чилийско-патагонской флорах несомненна, так же как и их связи с североамериканскими и голантарктическими группами. Мы не считаем южноамериканские Ranunculaceae древней группой, так как орогенез Анд датируется концом плиоцена — началом плейстоцена, кроме того, флоры Северной и Южной Америки были разобщены (из-за наличия широкой морской преграды) не менее чем до середины плиоцена.

В Новозеландской области Голантарктики представители Ranunculaceae более или менее распространены в Северо-, Центрально- и Южноновозеландской провинциях (около 60 видов из 5 родов) и почти отсутствуют в Норфолкской, Кермадекской, Чатемской провинциях (Allan et al., 1961; Fisher, 1965). Здесь произрастают виды родов, общих с чилийско-патагонской флорой (Caltha, Anemone, Clematis, Ranunculus, Myosurus), но общих видов почти нет (кроме Ranunculus biternatus). Есть также четыре вида Ranunculus — R.lappaceus, R.sericophyllus Hook., R.rivularis Banks. et Sol. ex DC., R.parviflorus L., общие с австрало-тасманийской флорой. Несколько видов этого семейства относятся к секциям, подсекциям или рядам, образованным видами, распространенными, кроме Новой Зеландии, в Южной Америке, Тасмании, Австралии, Малезии, что, возможно, объясняется происхождением их предков из голантарктической умеренной флоры, существовавшей на крайнем юге земного шара до разъединения Новой Зеландии, Австралии, Южной Америки и др., т.е. до олигоцена. Видовой эндемизм семейства в Новой Зеландии уникален, составляет около 90 %, и преимущественное большинство эндемиков приурочено к горным местообитаниям, в том числе около половины — к альпийскому поясу. Новозеландская Anemone tenuicaulis (Cheesem.) Parkin et Sledge входит в состав секции Rivularidium с восточноазиатско-южноамериканско-новозеландским ареалом. Виды Clematis относятся к подсекциям Dioicae Prantl и Aristatae Prantl, ареал которых охватывает Южную Америку, Австралию, Новую Зеландию и Малезию. Таким образом,

для лютиковых во флоре Новой Зеландии характерны видовая дифференциация на месте и связи с группами этого семейства во флорах Восточной и Юго-Восточной Азии, Южной Америки и Австралии.

В состав флоры области Субантарктических островов входит несколько видов рода Ranunculus.

В Австралийском царстве участие видов семейства в областных флорах очень неравномерно. Так, в тропических и субтропических дождевых и сухих лесах, саваннах, грасслендах и пустынях равнин и низкогорья Юго-Западноавстралийской и Эремейской областей встречаются только два вида Clematis (C.aristata R.Br. и C.microphylla DC.) и один вид Ranunculus (R.lappaceus). Большинство представителей этого семейства сосредоточено в лесных и горно-луговых местообитаниях Северо-Восточноавстралийской области (около 40 видов из пяти родов), причем все эти роды общие с новозеландскими и южноамериканскими флорами. Монотипный ряд — Crassifolia Ulbr. рода Anemone состоит из A.crassifolia Hook. и занимает в системе рода обособленное положение.

Рассмотренные нами особенности участия представителей семейства лютиковых во флорах Палеотропического, Капского, Неотропического, Голантарктического и Австралийского царств отражают сложную картину взаимоотношений умеренных и тропических, горных и равнинных флор, а также флор Северного и Южного полушарий.

Мы склонны считать африканский Clematopsis производным от евразиатской умеренной группы Clematidinae, а восточноазиатский Naravelia — рассматривать как наиболее прогрессивный род этой подтрибы (Зиман, 1981). Несколько ранее (Зиман, Савицкий, 1981) мы также высказали мнение о восточноазиатских связях африканской секции Pulsatilloides рода Anemone.

Для уточнения времени, места и условий происхождения семейства лютиковых мы привлекли палеоботанические данные (Reid, Reid, 1907, 1910; Дорофеев, 1974, 1977). Наиболее ранние достоверные находки ископаемых остатков представителей этого семейства относятся к нескольким районам Евразии (территория современной Великобритании на северо-западе Европы, юг Украины, Урал) и датируются олигоценом. Это плоды нескольких видов Clematis и Ranunculus, причем Clematis, судя по близости ископаемых C.uralensis

Dorof. и C.vectensis E.Reid et M.Chandl. к современным C.integrifolia L. и C.heracleifolia DC., уже тогда был представлен двумя различными жизненными формами (прямостоячие травянистые поликарпики и кустарниковые лианы).

Миоценовые отложения также дали немного материала по ископаемым видам Clematis, Ranunculus, Thalictrum. Зато плиоценовые остатки около 40 видов 5 родов (Aquilegia, Anemone, Clematis, Ranunculus, Thalictrum) свидетельствуют об интенсивном формообразовании в семействе лютиковых и распространении его представителей на значительной части территории Евразии в конце неогена. По-видимому, в дифференциации Ranunculaceae сыграли важную роль глобальное похолодание климата, с одной стороны, значительное усиление органических процессов — с другой: события, которыми был знаменателен переход от палеогена к неогену (Синицын, 1962).

Похолодание климата привело к смене тропических и субтропических флор с преобладанием вечнозеленых и древесных жизненных форм, занимающих большие пространства на территории Голарктиса, на теплоумеренную флору, в которой значительное участие принимали листопадные формы, а также была заметной роль травянистых растений (Попов, 1963; Дорофеев, 1977).

Мы предполагаем, что первенцы Ranunculaceae могли появиться в конце мела, но дифференциация этого семейства на основные группы (трибы, роды) и расселение его представителей на земном шаре происходили преимущественно в неогене и в более позднее время. По-видимому, данное семейство произошло в недрах тропической флоры, но его дифференциация и расселение связаны с более поздней теплоумеренной флорой. Наибольшая роль представителей Ranunculaceae во флоре Юго-Западного Китая (самый крупный рефугиум остатков теплоумеренной флоры) и незначительная — во флоре Индо-Малезии, которая рассматривается как единственный рефугиум позднемеловой-раннетретичной лавразиатской тропической флоры.

Сопоставление насыщенности представителями Ranunculaceae современных умеренных флор Северного и Южного полушарий (1800 видов из 50 родов и всех 10 триб против 100 видов из 11 родов и 3 триб), а также их родового эндемизма (17 родов из 7 триб против 3 родов из 2 триб) позволяет считать, что первичная дифференциация этого семейства

происходила в Северном полушарии (Зиман, 1982а), несмотря на то что в ботанико-географической литературе неоднократно высказывалось мнение о Южном полушарии как родине многих примитивных групп цветковых растений. Наш анализ показал произрастание в горах многих видов всех без исключения родов семейства, в том числе произрастание их на всех высотах, до самых высоких пределов обитания цветковых растений в горах.

Больше половины родов приурочено исключительно к горным условиям, и в горах Восточной Азии, Северной и Южной Америки произрастают виды всех 19 эндемичных родов. Наиболее многовидовыми группами самых крупных родов (Aconitum, Delphinium, Aquilegia, Anemone, Clematis, Ranunculus, Thalictrum) являются группы именно горной экологии, кроме того, почти все эти роды содержат секции и ряды, эндемичные для высокогорных провинций или областей с преобладанием горных ландшафтов.

Участие представителей семейства в горных флорах намного более значительно, чем в равнинных (Зиман, 1979), причем в горных флорах умеренных областей семейство Ranunculaceae занимает 4—7 места, в горных флорах тропических областей — только 15—17 места (Камелин, 1973; Красноборов, 1976; Eichler, 1958).

На основании изучения жизненных форм видов Ranunculaceae, произрастающих в горно-лесном, субальпийском и альпийском поясах (Зиман, 1977а, б, 1981б, 1982), мы пришли к выводу о том, что первичной средой развития этого семейства был, вероятнее всего, горно-лесной пояс, и горные флоры сыграли в его дифференциации и распространении на земном шаре важную роль.

Таким образом, по данным ботанико-географического анализа лютиковых несколько морфотипов данного семейства возникло на рубеже верхнего мела и палеогена в недрах тропической флоры Евразии, по-видимому, в составе слабо дифференцированного порядка Ranales. Группы, соответствующие современным трибам, сформировались на территории Евразии и Северной Америки в конце палеогена и в неогене в условиях похолодания климата и поднятия горных систем альпийского орогенеза.

Наиболее мощные центры дифференциации родов Ranunculaceae находились в Восточной Азии (западный и восточный). Судя по характеру ареалов, североамериканские роды

этого семейства моложе восточноазиатских, а южноамериканские еще моложе.

Внутриродовое формирование групп, соответствующих секциям и рядам, а также дифференциация данного семейства на уровне видов связаны в значительной степени с орео-, крио- и мезоморфогенезом, проходившими во время формирования многих горных систем земного шара. В том числе важным центром ксероморфогенеза была территория Древнего Средиземья, во флорах которой сформировалось большинство однолетних морфотипов этого семейства. Расселение из Северного полушария в Южное чаще всего происходило в результате транстропической миграции по горным хребтам и сопровождалось иногда преадаптацией к условиям тропиков.

Глава II

Сравнительно-морфологический анализ семейства Ranunculaceae Juss.

Подсемейство Helleboroideae Hutch.

Подсемейство Helleboroideae состоит из 4 триб, общими чертами родов которых являются многочисленные многосеменные плоды — листовки и крупные спиральные хромосомы R-типа с основным числом x=8.

Триба Trollieae Langlet.

Триба Trollieae включает 5 родов.

Род Trollius состоит почти из 30 видов, сведения по морфологическим и эколого-географическим особенностям которых содержатся в ряде работ, посвященных семейству Ranunculaceae (Franchet, 1886, 1888; Жукова, 1958; Кемулариа-Натадзе, 1966; Tamura, 1966), а также в региональных обработках (Davis, 1900; Handel-Mazzetti, 1939; Малышев, 1965; Ohwi, 1965; Чопик, 1976).

Обработка рода Trollius, выполненная Н.В.Шипчинским (1924; Бобров и др., 1937), содержит анализ причин отсутствия четких морфологических различий между многими видами, а также предположения о происхождении этого рода. Критический пересмотр видового состава Trollius для территории Японии (в довоенных границах) был осуществлен К.Миябе (Miyabe, 1943), для Восточной и Северо-Восточной Азии — В.Н.Сипливинским (1972), который, описав 8 новых видов, обратил внимание на связь произрастания большинства видов с горными условиями, преобладание у них примитивных признаков, а также большую роль гибридизации в формировании данного рода.

Монография А.Дорошевской (Doroszewska, 1974) содержит таксономическую ревизию рода Trollius, пересмотр видового состава, систему рода из 7 секций (Trollius, Acaulitrollius Dor., Pumilotrollius Dor., Longipetala Dor., Insulaetrollius Dor., Yunnannotrollius Dor., Laxotrollius Dor.) и обсуждение возможных связей между секциями. В отличие от предыдущих авторов, работавших преимущественно с гербарными материалами, А.Дорошевская изучала многие виды Trollius на опытном участке, в том числе проводила эксперименты по их скрещиванию. А.Дорошевская подтвердила уже

существовавшее мнение о нечеткости межвидовых различий в роде Trollius, более того, нечеткими оказались также межсекционные морфологические различия.

В работе А.Дорошевской данные по побегообразованию в этом роде отсутствовали, а наш обзор жизненных форм в роде Trollius (Зиман, 1977б) показал диагностичность признаков побегов. Поэтому впоследствии (Зиман, 1983а) мы обратили внимание на особенности формирования побегов у видов Trollius в большом жизненном цикле.

Сравнительно-морфологический анализ взрослых растений всех видов рода Trollius был осуществлен нами на гербарных материалах из коллекций вышеназванных 14 ботанических учреждений Советского Союза и Венгрии, а материал для анализа североамериканского вида T.laxus Salisb. прислан нам из Пенсильванского университета доктором К.Кинером (C.Keener).

Для анализа онтоморфогенеза мы использовали данные собственных наблюдений в природе и сборов во время экспедиций. Было собрано 7 видов из 3 секций: T.europaeus L. — в ряде западных областей Украины, T.ranunculinus — на Центральном и Северном Кавказе (окрестности поселков Казбеги и Теберда), T.asiaticus, T.altaicus C.A.Mey., T.lilacinus — на Алтае, T.komarovii Pachom. — на Памиро-Алае (Анзобский перевал), T.dschungaricus — на Северном Тянь-Шане.

Краткая характеристика жизненных форм была составлена ранее (Зиман, 1977) на основании изучения гербария, а имеющиеся в литературе данные относились преимущественно к морфологии проростков или отдельных признаков взрослых растений небольшого количества видов (Голубев, 1956; Рысина, 1973; Csapody, 1968; Müller, 1978 — по T.europaeus; Васильева, 1974 — по T.asiaticus, T.chinensis).

Цветки у всех видов Trollius актиноморфные, со спиральным расположением элементов и двойным околоцветником. Чашечка состоит из 5—30 листочков длиной 10—40 мм и диаметром 10—20 мм. Венчик представлен 5—20 лепестковидными нектарниками длиной 2—40 мм, широкоэллиптическими или линейно-ланцетными, в нижней части с нектарной железкой. Тычинки многочисленные, плодолистиков 5—20, завязи многосеменные. Плоды — многолистовки.

Форма, размеры и количество всех частей цветка сильно варьируют не только внутри секций, но и у видов, и это свя-

зывается с процессами гибридизации. Вместе с тем в пределах рода наблюдается тенденция к стабилизации числа элементов чашечки в неблизких группах, и цветки с 5-членной чашечкой встречаются у некоторых видов почти всех секций.

Эволюционно значимым признаком, диагностичным преимущественно на секционном уровне, является форма нектарных железок. Исследования А.В.Ивановой (1958) показали, что нектарные железки сферической формы у видов Trollius более примитивны по сравнению с кармашковидными и другой формы.

Межсекционными являются также различия в длине лепестковидных нектарников, и мы предполагаем, что длинные лепестки примитивнее коротких.

Соцветия у многих видов Trollius цимоидные, нечетко отграниченные от вегетативной части побегов, как фрондозного (облиственные, с почти нередуцированными листьями), так и фрондулозного типа. У части видов цветки одиночные, и различия по данному признаку также носят, по нашим данным, межсекционный характер. Виды Trollius с одноцветковыми побегами приурочены к экстремальным условиям альпийского пояса гор или тундр Арктики, которые вряд ли были близки к исходным условиям развития этого рода. Поэтому мы склонны рассматривать одноцветковые побеги в пределах рода Trollius как производные от цимоидных соцветий.

Листья у видов Trollius простые пальчато рассеченные или раздельные. Прикорневые листья образуют розетку, более крупные, длинночерешковые, стеблевые листья мельче, короткочерешковые или сидячие, с очередным расположением, иногда редуцированы.

Следует отметить значительный размах вариабельности формы и размеров листовых пластинок у видов Trollius, иногда вариабельными бывают листья у отдельных популяций одного вида.

Первые настоящие листья у ювенильных растений всех собранных нами в природе видов Trollius близкой формы — тройчатолопастные или тройчато рассеченные, с цельными сегментами. Это дает основание распространить на род Trollius предположение С.Кюрбса (Kürbs, 1973) о том, что в семействе Ranunculaceae тройчатая форма листа является исходной по отношению к пальчато рассеченным листьям.

Наше знакомство с гербарием показало, что во взрос-

лом состоянии только два вида (образующие секцию Yunnannotrollius T.yunnanensis (Franch.) Ulbr. и T.papavereus Schipcz.) имеют тройчато рассеченные листья.

Все виды Trollius являются (Зиман, 1977б) травянистыми поликарпиками, обладающими во взрослом состоянии полурозеточными побегами, короткими корневищами, придаточно-корневой системой. Вегетативное размножение наблюдается редко. Произрастая преимущественно на открытых местообитаниях, виды Trollius являются гелиофитами или семигелиофитами. Для всех них характерны ранневесеннее цветение и постфлоральное развитие побегов. По характеру побегов взрослых растений, а также по особенностям побегообразования на протяжении большого жизненного цикла в пределах рода Trollius можно выделить две биоморфологические группы видов, относящиеся к различным биоморфотипам (Зиман, 1983а).

К первой биоморфогруппе относится больше половины видов, в том числе все виды, входящие в состав секций Trollius, Longipetala, Yunnanotrollius, часть видов Insulaetrollius, ко второй – около 10 видов из секций Acaulitrollius, Pumilotrollius, Laxotrollius, два вида (T.chartosepalus Schipcz., T.membranostylis Hult.) из секции Insulaetrollius. Побеги у видов первой биоморфогруппы полициклические — в течение ряда лет пребывают в вегетативной розеточной фазе, состоят из укороченных годичных побегов, генеративные побеги этих видов верхушечные (возобновление и нарастание симподиальное). Корневища восходящие, обычно ветвистые. Для побегов видов второй биоморфогруппы характерны моноподиальное возобновление и нарастание побегов без перевершинивания, так что главный побег существует почти всегда на протяжении большого жизненного цикла и сохраняет вегетативное состояние. Генеративные побеги развиваются из пазух верхних прикорневых листьев, они однолетние, безлистные или с сильно редуцированными листьями, обычно одноцветковые. Корневища ортотропные, без ветвления.

К первому биоморфотипу относится пять изучавшихся нами в природе видов (T.europaeus, T.asiaticus, T.dschungaricus, T.altaicus, T.ranunculinus), ко второму биоморфотипу — два (T.lilacinus, T.komarovii). Изучение особенностей развития побегов у данных видов от проростков до генеративного состояния показало наличие общих черт у возраст-

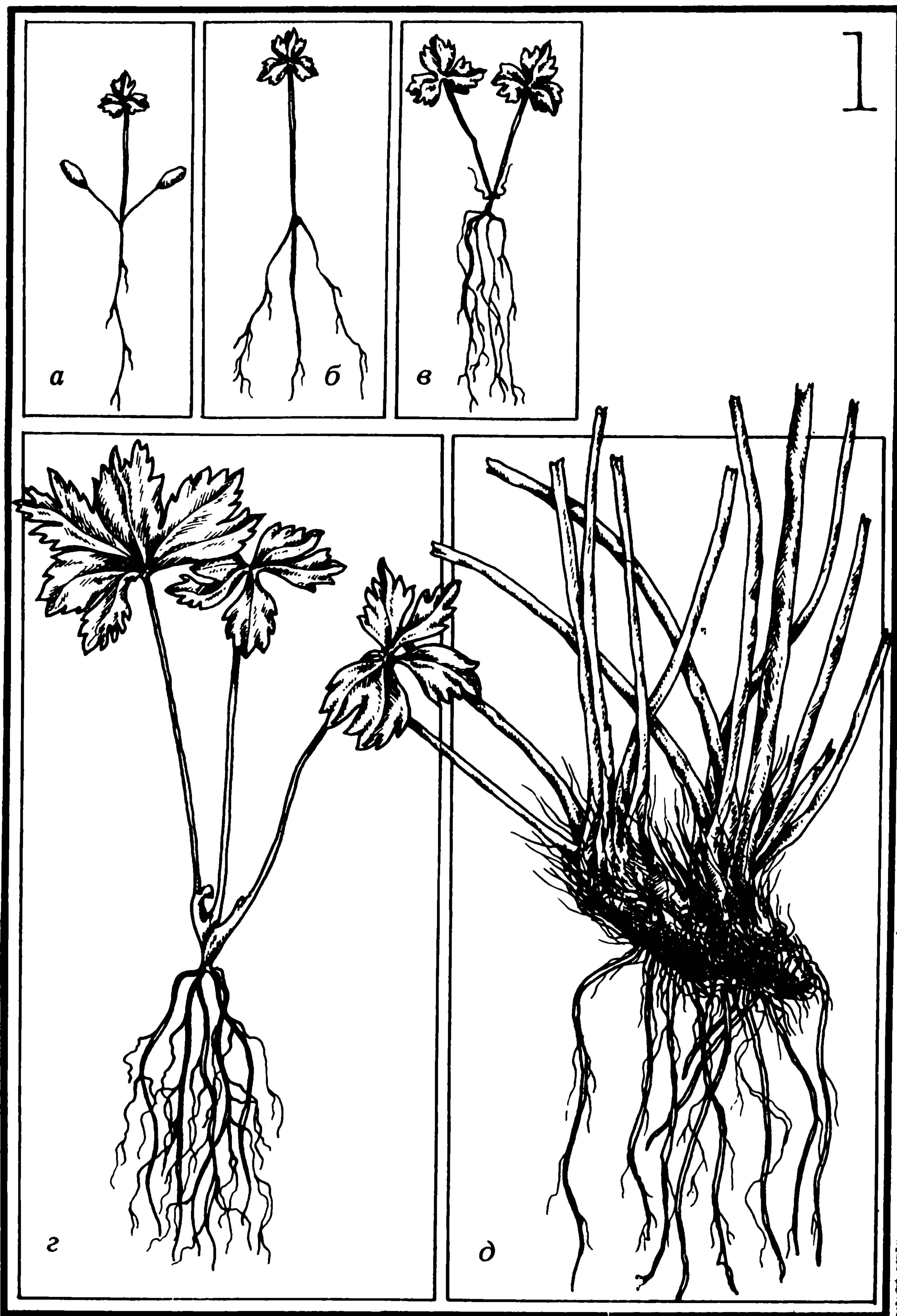


Рис. 1. Основные возрастные состояния Trollius europaeus:
а – проросток, *б*-*в* – ювенильные растения, *г* – виргинильное растение, *д* – генеративное растение

ных стадий видов, относящихся к одному биоморфотипу, и это позволяет нам экстраполировать результаты наблюдений над 7 видами на весь род. По данным наших наблюдений, проростки T.europaeus обладают семядольными листьями с продолговатой пластинкой, суженной к основанию и верхушке, с черешками длиной 10—15 мм. Гипокотиль длиной 5–15 мм, эпикотиль неразвит, главный корешок нитевидный. Прорастание надземное (рис. 1).

Первый настоящий лист развивается вслед за семядольными листьями в первый год жизни и имеет трехлопастную пластинку с цельнокрайными сегментами.

У ювенильных растений на протяжении нескольких лет образуется укороченный годичный побег с единственным листом, имеющим развитую пластинку. Главный побег у них возобновляется и нарастает моноподиально. Придаточные корни развиваются уже в первый год, и главный корень становится незаметным на протяжении ювенильной фазы. Базальная часть главного побега постепенно погружается в почву и превращается в эпигеогенное ортотропное корневище. Терминальная часть его состоит из годичных укороченных побегов розеточной структуры. Листья на них с возрастом увеличиваются, форма их усложняется. Главный побег завершает свое развитие образованием верхушечного генеративного побега с удлиненными междоузлиями, некрупными очередными листьями и верхушечными цимоидными соцветиями.

При переходе растений в генеративное состояние моноподиальное возобновление и нарастание побегов сменяется симподиальным, так как побеги следующих порядков образуются из боковых почек, причем они, так же как и главный побег, несколько лет развиваются как розеточные укороченные, т.е. являются полициклическими.

Побеги T.europaeus и других видов данной биоморфогруппы, переходя в генеративную фазу, превращаются в многоосные за счет одновременного или почти одновременного раскрывания нескольких почек возобновления. В это время корневище изменяет направление роста — от ортотропного к плагиотропному, а в его базальной части становятся заметными процессы отмирания.

Начальные этапы онтоморфогенеза у T.lilacinus, T.komarovii, относящихся ко второму биоморфотипу, весьма сходны с рассмотренными у T.europaeus: прорастание над-

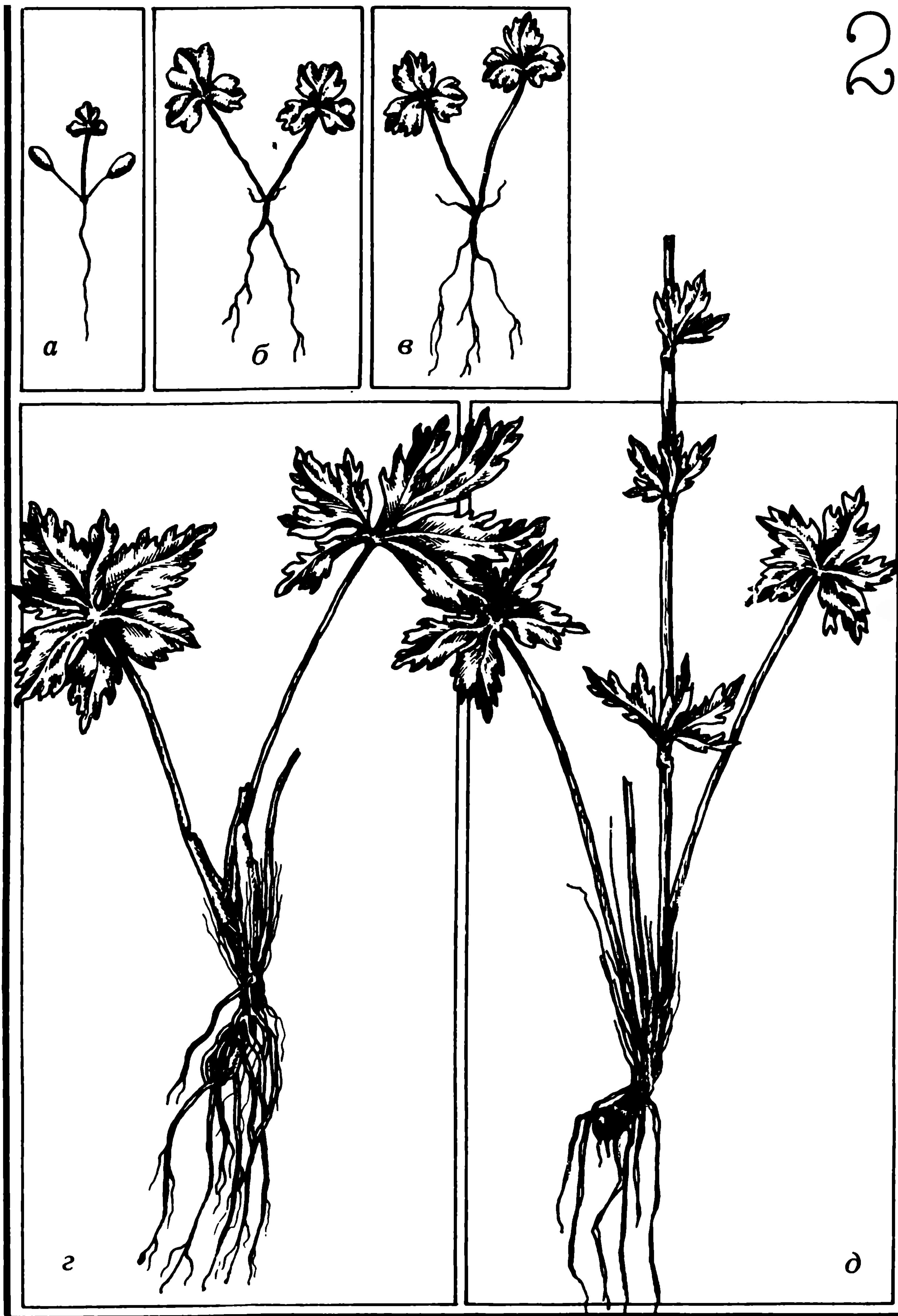


Рис. 2. Основные возрастные состояния Trollius lilacinus:
а – проросток, *б–в* ювенильные растения, *г* – виргинильное растение, *д* – генеративное растение

мное, форма семядолей продолговато-эллиптическая, их черешки длиной 5—10 мм, нитевидный главный корень отмирает вскоре после появления первого настоящего листа трехлопастной пластинкой и цельными сегментами (рис. 2). *Рисунок* 2

Годичные побеги ювенильных растений также длительное время развиваются как укороченные однолистные с превращением их базальной части в эпигеогенное ортотропное корневище.

Различия в побегообразовании в пределах биоморфогруппы рода Trollius становятся существенными при переходе растений их видов в генеративную фазу и заключаются в том, что главный побег у T.lilacinus и T.komarovii развивается как укороченный вегетативный до конца жизни, а генеративные побеги (1—3) формируются из пазушных почек в терминальной части главного побега ежегодно. Эти побеги следует рассматривать как специализированные, выполняющие только функцию воспроизведения. Они одноцветковые, безлистные или малолистные. Корневище на протяжении большого жизненного цикла сохраняет ортотропное направление роста и не ветвится, одноосное. Исходя из современных представлений об эволюционной значимости признаков побегообразования, можно считать первый биоморфотип примитивнее второго. Морфологические особенности пыльцевых зерен у всех видов Trollius сходные (Kumazawa, 1936; Петров, Борисова-Иванова, 1980; Савицкий, 1978). Для них характерны сферическая форма, три борозды с бородавчатой поверхностью, рельефно-струйчатая поверхность мезокольпиумом. Близки виды рода по аналитическим особенностям проводящих пучков радиального типа (Tamura, 1966; Decamps, 1976) в черешках листьев и кариотипам (Gregory, 1941; Doroszewska, 1974).

Анализ ареалов показал, что виды Trollius распространены в Северном полушарии: в Азии — виды большинства секций, в Европе — одной (Trollius) секции, в Северной Америке — еще одной (Laxotrollius). Виды этого рода полностью отсутствуют на юге, зато на севере выходят за полярный круг. Наибольшее количество видов (около 20 видов из 6 секций) сосредоточено на сравнительно небольшой территории (горы Южной Сибири, Средней Азии и Западного Китая), флора которой сыграла в дифференциации и распространении видов Trollius наибольшую роль. Одна из секций,

Yunnanotrollius, эндемична для запада Восточноазиатской области (ее виды произрастают на северо-востоке Бирмы и в китайских провинциях Юньнань, Сечуань). Мы считаем это немаловажным, так как вышеупомянутая территория является наиболее крупным рефугиумом представителей семейства Ranunculaceae (Зиман, 1982).

Виды секции Yunnanotrollius характеризуются наиболее примитивными в пределах рода Trollius признаками цветка (лепестковидные нектарники длиной 6—13 мм со сферическими железками), листьев (тройчато рассеченные у ювенильных и взрослых растений) и побегов (полурозеточные, симподиально нарастающие и возобновляющиеся, многоосные, заканчиваются цимоидными соцветиями). Мы считаем данную секцию наиболее близкой к исходной для рода Trollius группе, и наше мнение близко к высказанному в свое время предположению Н.В.Шипчинского (1923), рассматривавшего T.yunnanensis как один из наиболее древних видов рода.

А.Дорошевская (Doroszewska, 1974) в своей монографии выдвинула на роль анцестора Trollius секцию Acaulitrollius, мотивируя это отсутствием промежуточных форм между видами секции и внутри ее на фоне наличия множества переходных форм между другими видами, с чем нельзя согласиться, так как морфологические признаки цветков у видов секции Acaulitrollius (лепестковидные нектарники длиной 2—8 мм с железками в виде кармашков), листьев (пальчато рассеченные) и побегов (главный побег многолетний моноподиальный, генеративные побеги пазушные однолетние) являются продвинутыми. Кроме того, условия, в которых произрастают виды секции Yunnanotrollius (горные хвойно-широколиственные леса), должны быть более близкими к исходным для рода Trollius, чем условия, в которых произрастают виды секции Acaulitrollius (альпийский пояс высокогорья). По А.Дорошевской, секция Yunnanotrollius состоит из трех видов, T.yunnanensis, T.papavereus и T.citrinus Miyabe. Последний был найден в природе только однажды (Miyabe, 1943), причем в единственном экземпляре, на острове Хоккайдо. Это растение было пересажено автором находки К.Миябе в ботанический сад г.Саппоро, наблюдалось там, а в природе больше не встречалось и, по-видимому, представляет собой единичный мутант, который преждевременно считать видом.

Дискуссионным является видовой состав, более того — статус секции Acaulitrollius. В монографии А.Дорошевской эта секция состоит из трех видов — изучавшегося нами в природе T.lilacinus со среднеазиатско-сибирским ареалом, а также распространенных на западе Восточной, в Средней и частично Передней Азии T.afghanicus Hedge et Wendelbo, T.acaulis, T.lilacinus был выделен в самостоятельный род Hegemone Bunge на основании таких признаков цветка, как белая или голубоватая окраска чашечки, твердая, почти перепончатая консистенция, а также длительное неопадение ее элементов. Впоследствии многие исследователи рода Trollius и семейства Ranunculaceae не признавали родовую самостоятельность Hegemone. Так, К.Прантль (Prantl, 1887), М.Тамура (Tamura, 1966), М.Г.Пахомова (1972) и А.Дорошевская (Doroszewska, 1974) считали различия между T.lilacinus и другими видами Trollius вполне соответствующими межвидовым, а не межродовым различиям. Другие авторы (Бобров и др., 1937; Хохряков, 1977) рассматривали Trollius и Hegemone как отдельные роды. Пересмотр нами морфологических признаков цветка и листьев видов Trollius показал, что сходными признаками (не желтая окраска чашелистиков, их длительное неопадение) обладают в различной степени, кроме T.laxus и T.komarovii, также некоторые виды из других секций (T.pumilus, T.chartosepalus). Учитывая присущую всему роду вариабельность многих морфологических признаков цветка и однотипность побегов и характера их развития в большом жизненном цикле, мы считаем все вышеназванные виды принадлежащими к одному роду.

Большое сходство морфологических признаков проростков и ювенильных растений видов Trollius, относящихся по взрослом состоянии к различным биоморфотипам, дает основание считать, что древние представители этого рода принадлежали к одной жизненной форме, а различия в побегообразовании (биоморфотипы) возникли в связи с последующим расселением видов Trollius в различных экологических условиях. Нам представляется, что развитие рода Trollius шло по двум направлениям, и его виды дивергировали таким образом на две биоморфогруппы. Виды первой группы спустились с гор на равнины и широко распространились по территории Евразии, образовав в сырых и влажных лугово-опушечных местообитаниях многовидовой комплекс секций Trollius — Longipetala — Insulaetrollius. Жизненная фор-

ма видов этого комплекса близка к исходной жизненной форме, но листья продвинутого типа. Среди признаков цветка есть примитивные (неопределенное число чашелистиков, лепестковидные нектарники длиной 12—20 мм), а также продвинутые признаки (лепестки длиной 6—8 мм). Вторая биоморфогруппа, состоящая из комплекса секций Acaulitrollius — Pumilotrollius — Laxotrollius, сформировалась при распространении части видов Trollius в альпийский пояс гор Восточной, Центральной и Средней Азии. В этих условиях выработалась биоморфоструктура, сочетающая многолетний цикл развития и постоянно вегетативное состояние главной оси с ежегодным развитием одноцветковых пазушных генеративных побегов.

К этой биоморфогруппе следует отнести два вида секции Insulaetrollius, T.chartosepalus, и T.membranostylis, которые по форме элементов околоцветника, а также по признакам жизненной формы близки к представителям секции Pumilotrollius и должны быть включены в ее состав. Оба вышеназванных вида произрастают в настоящее время на северо-востоке Азии в тундровых местообитаниях, т.е. утратили приуроченность к альпийскому поясу.

Род Megaleranthis Ohwi, описанный И.Ови (Ohwi, 1935), является монотипным и состоит из M.saniculaefolia Ohwi — эндемика Японо-Корейской провинции, произрастающего в горах Чийсан в лесных местообитаниях умеренного климата. Для него характерны одиночные белые цветки с двойным околоцветником, простые пальчато рассеченные листья, полурозеточные симподиально возобновляющиеся побеги, короткие корневища, корневая система из придаточных корней. Этот вид очень близок к видам рода Trollius и должен быть включен в его состав, как и предложил сам автор рода И.Ови (Ohwi, 1937). Мы не согласны с мнением М.Тамуры (Tamura, 1966), предложившим считать Megaleranthis самостоятельным родом на основании различий в характере размещения семязачатков в плодолистиках.

Род Caltha включает около 30 видов, дизъюнктивно распространенных в обоих полушариях земного шара. Морфологические, эколого-географические особенности его видов изучались в Советском Союзе (Бобров и др., 1937; Ворошилов, 1966; Кемулариа-Натадзе, 1966; Хохряков, 1975) и за рубежом (Hooker, 1873; Prantl, 1887; Smith, 1913; Tamura, 1966). Отдельного упоминания заслуживают работа А.Хилл

(Hill, 1918), содержащая пересмотр видов Caltha из Южного полушария, и серия статей П.Смит (Smith, 1967, 1968, 1973), осуществившей ревизию видового состава рода.

Мы рассмотрели морфологические особенности видов Caltha в гербарных коллекциях ряда ботанических учреждений и изучили в природе особенности онтоморфогенеза у C.palustris L. (на Украине и Алтае), у C.polypetala (на Северном и Центральном Кавказе). Все виды Caltha — травянистые поликарпики, а их взрослые растения обладают симподиально возобновляющимися побегами полурозеточной или розеточной структуры, придаточной корневой системой. В опубликованном (Зиман, 1977б) обзоре жизненных форм рода Caltha мы отметили такие биоморфологические особенности его видов, как развитие придаточных корней на нижних узлах стебля, наличие ортотропных и плагиотропных побегов, а также двух типов генеративных побегов, заканчивающихся цимоидными фрондозными соцветиями или представляющих собой одиночные безлистные цветоносы (C.arctica, C.sagittata).

Цветки у видов Caltha актиноморфные, с простым околоцветником из большого числа свободных элементов, множеством тычинок и плодолистиков, плоды — многолистовки. М.Тамура (Tamura, 1966) рассматривал цветки видов Caltha как наиболее примитивные в семействе Ranunculaceae, считая их примитивными чертами не только неопределенное количество спирально расположенных свободных элементов околоцветника, андроцея и гинецея, но и простой околоцветник. Исследования А.В.Ивановой (1953) показали, что в цветках видов Caltha отсутствуют как лепестковидные нектарники, так и нектароносная ткань, что является признанно вторичным явлением. Кроме того, есть сведения (Smith, 1928; Hutchinson, 1969) о наличии у некоторых видов Caltha лепесткообразных придатков, или пленчатых стаминодиев, которые, по-видимому, являются рудиментарными органами. Поэтому можно не соглашаться с мнением М.Тамуры и считать, что цветки в роде Caltha претерпели ряд эволюционных изменений. Все виды Caltha обладают простыми листьями с цельной пластинкой, пальчатым жилкованием и длинными черешками, и М.Тамура (Tamura, 1966) рассматривал листья Caltha как архаичные, подтверждающие древность и примитивность этого рода.

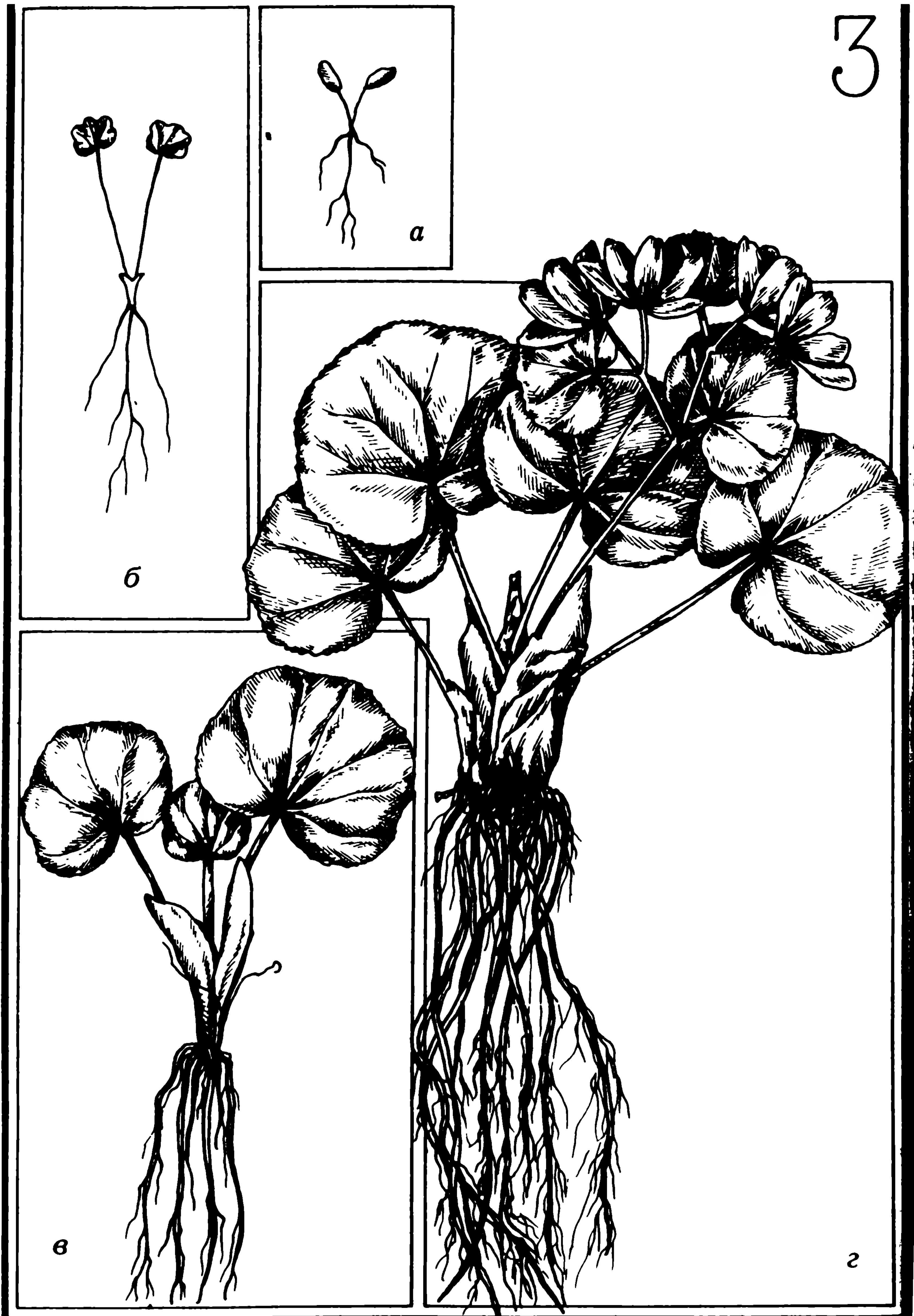


Рис. 3. Основные возрастные состояния Caltha polypetala:
а – проросток, *б* – ювенильное растение; *в* – виргинильное растение, *г* – генера-
тивное растение

Рисунок 3

Наблюдения над развитием листовых серий у C.palustris и C.polypetala (рис. 3) противоречат мнению М.Тамуры, так как пластинка первого настоящего листа у проростков развивается сначала как трехлопастная и уже затем приобретает характерную округло-почковидную форму. Мы рассматриваем как проявление исходной формы тройчатого листа также наличие боковых отогнутых придатков у листьев южноамериканских C.sagittata Cav., C.appendiculata Perv. Сосуды в стеблях и корнях Caltha расположены беспорядочно (Куклина, 1961), и это примитивная черта, но сосудистые пучки в черешках листьев относятся к прогрессивному дорсивентральному типу, кроме того, ряд видов (C.palustris, C.sagittata, C.appendiculata) является полиплоидами (Gregory, 1941; Smith, 1973).

Для многих видов Caltha характерна вариабельность морфологических признаков цветка, плодов, листьев. Так, П.Смит (Smith, 1967, 1968), изучавшая морфологические особенности более 100 популяций C.palustris в Северо-Западной Европе, обратила внимание на большую вариабельность и связанный с ней полиморфизм рас и экотипов. Близкие выводы о полиморфизме североамериканской C.leptosepala DC. получены М.Моррисом (Morris, 1973), полиморфизме южноамериканской C.sagittata — Д.Муром (Moore, 1968). Все эти данные позволяют считать, что процессы эволюционных преобразований в роде Caltha до настоящего времени почти не прекращались. Исследователи рода Caltha обращали внимание на морфологические отличия между видами секций Caltha и Psychrophila Prantl, распространение их в различных полушариях и предлагали считать эти группы видов самостоятельным родом. В действительности различия Caltha и Psychrophila относятся к таким частным признакам, как форма листочков околоцветника (широкоэллиптические у видов секции Caltha и линейно-ланцетные у видов Psychrophila), их консистенции (мягкие, быстро опадающие, или твердые, после цветения сохраняющиеся) и характер листовой пластинки (с плоскими краями и без придатков или с завернутыми краями и боковыми отогнутыми придатками), в то время как типы строения цветка, плодов, а также жизненная форма и экологические особенности для видов обеих групп общие, и это дает нам основание относить их к одному роду.

Виды Caltha приурочены к влажным или сырым местообитаниям, т.е. являются гигрофитами. Входя в состав флор многих провинций умеренной зоны, виды этого рода полностью отсутствуют в областях тропического климата, а многие из них (C.arctica, C.sagittata, C.dioneaefolia Hook.) представляют собой криофиты. Судя по ареалам, Caltha — один из самых древних родов семейства, но по экологическим особенностям его видов происхождение Caltha следует связывать не с тропической флорой, господствовавшей на земном шаре в позднем мелу-палеогене, а с древней умеренной флорой.

Calathodes — олиготипный род, состоящий из C.polycarpa Hook., C.palmata Hook., C.oxycarpa Sprague. Он был описан в середине XIX ст. из высокогорной флоры Индии, затем введен в состав рода Trollius в ранге секции (Prantl, 1887). М.Тамура (Tamura, 1966) признал родовую самостоятельность Calathodes и поместил его в своей схеме трибы Trollieae между родами Caltha и Megaleranthis. Родовой статус Calathodes был признан также монографом Trollius А.Дорошевской (Doroszewska, 1974). Мы рассмотрели габаритные образцы Calathodes в коллекции БИНа АН СССР (LE): Гималаи, Сикким, 3000—3300 м, горный лес, Р.П.Фаргес (Farges), Юньнань, Сечуань, 2200 м, сборы А.Генри (Henry). Кроме того, А.Л.Тахтаджян (1978) привел Calathodes для острова Тайвань. Таким образом, можно считать этот род эндемичным для Восточноазиатской области с дизъюнктивным распространением в четырех провинциях.

Виды рода Calathodes представляют собой многолетние травянистые растения с прямостоячими полурозеточными побегами, подземная часть которых является коротким ортотропным корневищем с симподиальным нарастанием и возобновлением. Листья на длинных черешках, с простой пальчато рассеченной пластинкой, причем из трех основных сегментов боковые рассечены надвое не до конца. Сегменты листьев ромбические и с острозубчатыми краями. Побеги заканчиваются фрондозными цимоидными соцветиями. Цветки желтые, с простым околоцветником из нестабильного числа ланцетно-эллиптических листочков длиной 10—12 мм; тычинок и плодолистиков много, плоды — многолистовки.

Beesia — монотипный род, состоящий из B.calthaefolia (Maxim.) Ulbr. (B.cordata Balf. et Smith.), дизъюнктивно распространенного в трех провинциях Восточноазиатской облас-

ии (Северная Бирма, Сычуань, Юньнань, Ганьсу, Восточный Тибет). Вид описан в составе рода Cimicifuga (Maximowicz, 1890), позднее выделен в самостоятельный род (Balfour, Smith, 1915). М.Тамура (Tamyra, 1966) ввел род Beesia и трибу Trollieae, но отметил его обособленное положение. Мы рассмотрели гербарные образцы B.calthaefolia в коллекциях БИНа (LE): № 5957, сборы А.Генри (Henry) Ганьсу, № 1792, сборы Е.Г.Вильсон (Wilson), Гупег, № 823, сборы А.Е.Пратта (Pratt), Сычуань, Восточный Тибет, 3000—4500 м, леса. Морфологические и эколого-географические особенности этого вида приведены также в литературе (Maximowicz, 1890; Smith, 1915; Handel-Mazzetti, 1939).

Beesia представляет собой травянистый поликарпик с прямостоячими полурозеточными побегами. Корневише короткое восходящее, состоит из симподиальных сочленений нижних междоузлий, ветвится. Прикорневые листья диаметром 10—16 см на черешках длиной 20—25 см, с цельной округло-сердцевидной пластинкой, заостренной к верхушке и глубоко выемчатой у основания, с мелкозубчатыми краями. Прицветные листья редуцированные, узколинейные, длиной 3—15 см.

Цветки белые, с простым 4—8-членным околоцветником из широкоэллиптических листочков длиной 5—8 мм, тычинок 20—25, одночленный гинецей. Плоды — одиночные малосеменные листовки, а не ягоды, как ошибочно указывали Б.Бальфур и В.Смит, а также М.Тамура. Соцветия ботриоидные, с терминальным цветком, брактеозные.

Триба Cimicifugeae Torr. et A.Gray.

Триба Cimicifugeae представлена 4 родами.

Род Actaea включает около 10 видов, приуроченных к тенистым местообитаниям широколиственных и хвойных лесов умеренного климата. Сведения по морфологическим, экологическим и географическим особенностям видов рода содержатся в ряде работ по флористике и систематике (Prantl, 1887; Бобров и др., 1937; Handel-Mazzetti, 1939; Chater et al., 1964; Ohwi, 1965; Tamura, 1966; Кемулариа-Натадзе, 1966; Keener, 1977). В литературе рассмотрены начальные стадии формирования жизненных форм нескольких видов Actaea — A.alba Mill., A.rubra (Decamps, 1965, 1976), A.spicata (Müller, 1978; Рысина, 1973), A.asiatica Hara (Tamura et al., 1977), A.erythrocarpa (Филиппова, 1981).

Значительный интерес представляют результаты исследований в природе морфологических особенностей A.spicata, осуществленных М.Кумазавой (Kumazawa, 1932). Автор обратил внимание на тройчато рассеченную форму первого настоящего листа у всходов, характер побегов ювенильных растений (укороченные, с одним листом, имеющим тройчатосложную пластинку, и 2—5 мелкими чешуевидными листьями), а также отсутствие у прикорневых листьев взрослых растений развитой пластинки. Детальное анатомо-морфологическое исследование A.spicata и A.erythrocarpa провели Р.П.Барыкина и Т.А.Гуланян (1975), рассмотревшие особенности всходов, ювенильных и генеративных растений, а также элементов цветка и вегетативных органов.

Мы наблюдали возрастные изменения жизненной формы у A.spicata в Карпатах (окрестности пос. Ясиня Закарпатской области, окрестности пос. Ворохта Ивано-Франковской области) и Толтрах (окрестности с.Викна Тернопольской области), а также на Северном Кавказе (окрестности пос. Теберда Ставропольского края), и наши результаты в значительной степени соответствуют данным вышеупомянутых авторов. Проростки A.spicata обладают одной из самых крупных в семействе Ranunculaceae пластинкой семядольных листьев (длиной 10—20 мм, диаметром 6—8 мм), эллиптически-продолговатой формы, с округлой верхушкой и суженным основанием, черешки их длиной 10—20 мм. Первый лист тройчато раздельный, с клиновидно-ромбическими сегментами с зубчатым краем. Эпикотиль неразвит, гипокотиль длиной 10—15 мм, диаметром 1—2 мм, главный корень нитевидный.

В последующие годы, т.е. у ювенильных растений, главный побег продолжает свое развитие как моноподиальный, и его ось, состоящая из укороченных междоузлий (годичные побеги), постепенно погружается в почву. Через несколько лет главный побег завершает свое развитие как закрытый, образовав несколько удлиненных междоузлий и верхушечное колосовидное соцветие с сидячими или почти сидячими цветками. Терминальная часть главного побега после плодоношения отмирает, а несколько базальных укороченных междоузлий сохраняется в виде ортотропного короткого корневища. Побег второго порядка развивается из пазушной почки, т.е. происходит переход к симподиальному возобновлению и нарастанию. Побеги второго и последующих

порядков так же, как и главный побег, несколько лет развиваются как укороченные одно- или двулистные. Одновременно с переходом растений в генеративное состояние изменяется направление роста корневищ на плагиотропное, в это же время становятся заметными ветвление корневища и отмирание его базальной части.

Годичные побеги ювенильных растений несут со второго года жизни по два листа с тройчатосложной пластинкой все увеличивающихся размеров (длина сегментов от 15 мм до 15 см, диаметр от 10 мм до 10 см, длина черешка от 5 до 15 см), а также по 2—3 пленчато чешуевидных листа длиной 3 -10 мм. У генеративных особей прикорневые листья с развитой пластинкой отсутствуют. Придаточные корни развиваются у A.spicata, по нашим данным, уже в первый год, до отмирания семядолей, но главный корень продолжает существовать почти до середины ювенильной фазы. Р.П.Барыкина и Т.А.Гуланян наблюдали отмирание главного корня у A.spicata на втором или третьем году, у A.erythrocarpa — на седьмом году, а также ветвление корневища до наступления генеративной фазы.

Таким образом, для жизненной формы, присущей A.spicata, характерен переход от стержневой к придаточной корневой системе в раннем возрасте. Главный побег имеет многолетний цикл развития, моноподиальный, закрытый, побеги следующих порядков также многолетние. Базальные части всех побегов состоят из укороченных годичных побегов, образуют эпигеогенное корневище, и мы рассматриваем такую структуру побегов как полурозеточную, несмотря на отсутствие у взрослых растений в генеративном состоянии прикорневой розетки листьев. Редукция у A.spicata прикорневой розетки и трансформация части ее листьев в чешуи связаны, по нашему мнению, с длительным пребыванием под пологом леса. О стойкой приуроченности к тенистым местообитаниям свидетельствуют данные наших наблюдений над растениями этого вида в 1973—1978 гг. на опытном участке в Феофании: все они (15 экземпляров) находились в угнетенном состоянии, не цвели, а период вегетации у них был намного короче, чем в природе.

Просмотр гербария в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW), Института АН ГССР, (TBI), БИНа АН СССР (LB) и Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS) показал, что к рассмотренной жизненной фор-

ме относятся все виды Actaea, что позволяет экстраполировать результаты наших наблюдений на весь род. Цветки у видов Actaea актиноморфные, с двойным околоцветником. Чашелистики широкоэллиптической формы, длиной 5—8 мм, 3—5 штук, быстро опадают, лепестков 4—6 длиной 2—4 мм, без нектарных железок, иногда отсутствуют. Тычинок 6—20, с расширенными вверху нитями, плодолистики одиночные, сидячие, плоды сочные ягодообразные. Виды рода Actaea распространены в Евразии и Северной Америке, причем основное количество видов (A.arguta Nutt., A.pachypoda Ell.) произрастает в Северной Америке. Наиболее древним считается североамериканская A.pachypoda, характеризующаяся наибольшей дизъюнкцией ареала на западе и востоке США. Н.Кейн (Kane, 1966) рассматривал этот вид как раннетретичный реликт широколиственных лесов. Европейский реликт A.spicata считается сравнительно молодым видом, элементом балтийской неморальной флоры, датируемой концом плиоцена (Клеопов, 1941; Горчаковский, 1969).

Род Cimicifuga также включает около 10 видов, большинство которых (C.racemosa (L.) Nutt., C.podocarpa, C.laciniata Wats.) распространено, как и виды Actaea, в Северной Америке. Сведения о морфологических и эколого-географических особенностях видов Cimicifuga содержат флористические работы (Maximowicz, 1890; Handel-Mazzetti, 1939; Abrams, 1944; Chater et al., 1964; Красноборов, 1976; Keener, 1976), а также работы по систематике Ranunculaceae (Prantl, 1887; Бобров и др., 1937; Janchen, 1949; Tamura, 1966) и рода Cimicifuga (Ramsey, 1965; Daumann, 1969).

Данные по особенностям побегообразования у C.foetida L. и C.japonica (Thunb.) Spreng. есть в уже упоминавшейся работе М.Кумазавы (Kumazawa, 1932), наблюдавшего у обоих видов надземное прорастание, развитие сравнительно длинного гипокотиля (длиной 10—15 мм), семядолей с пластинками округло-эллиптической формы со свободными черешками. Автор рассмотрел у C.foetida онтогенетическую трансформацию листовых пластинок от простых пальчатолопастных у ювенильных растений к тройчато-, а затем перистосложным у взрослых растений, а также возрастную инверсию листьев, т.е. развитие листьев ювенильной формы из пазушных почек на корневищах генеративных растений.

Результаты наблюдений над возрастными изменениями жизненной формы и сезонным развитем C.foetida в Западной

Украине (Тернопольская область, Шибалинский лес, Львовская область, Золочевский район, ур. Лысая гора), а также на опытном участке в Феофании в значительной степени совпадают с данными М.Кумазавы.

Мы отметили, в отличие от этого автора, описавшего развитие в первые годы двулистных побегов, что надземные побеги ювенильных растений ряд лет несут по одному листу, сначала с тройчато рассеченной простой, затем с дважды тройчатосложной пластинкой. Начало ветвления корневища наблюдалось в начале генеративной фазы. Наиболее интересным мы считаем наблюдавшееся в начале вегетационного периода развитие эфемерной прикорневой розетки, а также пальчато рассеченную форму весенней генерации листьев. Связывая это явление с выращиванием C.foetida на открытом месте опытного участка, мы рассматриваем розеточную структуру побегов как одно из свойств гелиофитов. Жизненная форма всех видов Cimicifuga, как показал пересмотр гербария, близка к рассмотренной у C.foetida. Все они представляют собой травянистые поликарпики с придаточной корневой системой и полурозеточными побегами, для которых характерны в подземной части симподиальные сочленения трехсемилетних оснований. Листья крупные тройчатосложные или тройчатоперистосложные, часть нижних стеблевых листьев редуцирована до пленчатых чешуй.

Род Cimicifuga состоит из трех секций, различающихся морфологическими особенностями цветков и семян. Секция Cimicifuga наиболее многовидовая, и в нее входят виды, произрастающие в Евразии и Северной Америке. Цветки содержат 4—5 чашелистиков, 2—5 лепестков, двулопастных или двугубых, 25—30 тычинок, 2—8 плодолистиков. Соцветия рацемоидного типа, брактеозные. Цветки видов секции Pityrosperma (Sieh. et Zucc.) Benth. et Hook. (C.japonica и C.acerina (Sieb. et Zucc.) Tanaka), эндемичных для Северо-Восточного Китая и Японии, отличаются меньшим (всего 1) количеством лепестков и плодолистиков (1—3). Секция Macrotrys (Rafin.) Torr. et A.Gray монотипная, состоит из произрастающего в Северной Америке C.racemosa, цветки которого характеризуются лепестками без нектарников и одиночными плодолистиками. Соцветия колосовидные.

Род Anemonopsis Sieb. et Zucc. состоит из одного вида, A.macrophylla Sieb. et Zucc., описанного П.Зибольдом и И.Цуккарини (Siebold, Zuccarini, 1943) и весьма детально

изученного М.Кумазавой (Kumazawa, 1932). Сведения о морфологических особенностях взрослых растений этого вида есть также в работе М.Тамуры (Tamura, 1966), проростков — М.Тамуры и др. (Tamura et al., 1977). Проведен сравнительно-морфологический анализ растений этого вида на гербарном материале из коллекции БИНа (LE): Япония, Никко, Фудзи, тенистые листопадные леса, № 34512, № 34513, сборы Т.Макино (Makino), № 1220, сборы О.Тогари (Togari). Стебли A.macrophylla высотой 40—80 см, соцветия верхушечные, цимоидные, брактеозные. Прицветные листья с цельной линейно-ланцетной пластинкой длиной 2—4 мм, нижние стеблевые листья дважды или трижды тройчатосложные, с длинными черешками, прикорневой лист с пластинкой одиночный (длина пластинки с черешком около 40 см). Корневище плагиотропное, длиной 2—5 см, диаметром 5—10 мм, находится на глубине 3—5 см. Прорастание надземное, первый настоящий лист обладает трехлопастной пластинкой. Цветки актиноморфные, со спиральным расположением элементов. Чашелистиков неопределенное количество, длиной 10—20 мм, широкоэллиптические; лепестки длиной 5—8 мм, их также неопределенно много. Тычинок 75—100, плодолистиков 2—4, плоды — многолистовки. A.macrophylla является, судя по гербарию и литературе, узколокальным эндемиком Японо-Корейской провинции Восточноазиатской области и произрастает в горных лесах умеренного климата.

Род Souliea Franch. монотипный, из S.vaginata Franch. Этот вид был описан вначале в составе рода Isopyrum (Maximowicz, 1889), впоследствии получил статус рода (Franchet, 1898) и был введен (Tamura, 1966) в трибу Cimicifugeae. Сведения о морфологических и эколого-географических особенностях этого вида содержатся в ряде работ (Maximowicz, 1889; Franchet, 1898; Handel-Mazzetti, 1939). Рассмотрены гербарные образцы S.vaginata в коллекции БИНа (LE), в том числе просмотрены хранящийся там тип (сборы Г.Н,Потанина из китайской провинции Ганьсу, 1885 г.), а также изотип, присланный музеем Парижа (сборы К.Делавая — Delavay из провинции Юньнань). Анализ литературы и гербария показал, что этот вид эндемичен для Восточноазиатской области, дизъюнктивно распространен в трех провинциях и, как виды других родов трибы, приурочен к горно-лесным местообитаниям. Морфоструктура побегов взрослых растений S.vaginata характерна для других видов и родов трибы

Так, прямостоячие травянистые стебли высотой 30—60 см оканчиваются брактеозными соцветиями, ботриоидными и малоцветковыми. Средние стеблевые листья трижды тройчатосложные, разворачиваются после цветения, нижние листья в виде пленчатых чешуй длиной 3—6 см. Корневища погружены в почву на 3—5 см и образованы 5—7 восходящими симподиальными участками, каждый из которых состоит из 3—5 укороченных годичных побегов. Для цветков характерны пятичленная чашечка, плоские лепестки, 1—2 плодолистика.

Пыльцевые зерна в пределах трибы Cimicifugeae относятся к трем типам (Kumazawa, 1936; Daumann, 1969; Савицкий, 1978, 1982; Петров, Борисова-Иванова, 1980) — трехбороздные сфероидальные с сетчатой (Anemonopsis) или шиповатой (Cimicifuga, часть видов Actaea) поверхностью экзины; 4—6-бороздные тетраэдрической формы (Actaea spicata), а также пыльцевые зерна рода Souliea без борозд, пор и других элементов проросткового аппарата. Это самые крупные пыльцевые зерна, поверхность которых усеяна шиповидными выростами. Проводящие пучки в черешках листьев у всех родов трибы примитивные, радиального или радиально-рассеянного типа (Tamura, 1963; Decamps, 1976).

Кариотипы близкие, без изменения хромосомного числа (x = 8), а также без транслокации хромосом (Левитский, 1931; Gregory, 1941; Дуброва, 1980). Их хромосомы, сходные по размерам и центромерному индексу, представлены группой метацентриков, субметацентриков и спутничных акроцентриков. Виды всех родов данной трибы принадлежат к одной жизненной форме — являются травянистыми поликарпиками с полурозеточными побегами и придаточной корневой системой. Их надземные побеги представляют собой ортотропные укороченные вегетативные и удлиненные генеративные побеги, заканчивающиеся верхушечными соцветиями, подземные побеги состоят из плагиотропных симподиально сочлененных многолетних оснований монокарпических побегов. Листья у всех видов сложные, тройчатые или перистые, с крупными по краю зубчатыми сегментами и очередным расположением по стеблю.

Виды всех родов Cimicifugeae являются сциофитами-мезофитами, так как приурочены к тенистым, более или менее влажным местообитаниям умеренной зоны в горах и на равнине. Нам представляется, что современная стено-

топность видов Cimicifugeae и их принадлежность к одной жизненной форме связаны с длительным произрастанием предковой группы трибы под пологом леса.

Триба Helleboreae DC.

Состоит из двух подтриб, Helleborinae Spach и Nigellinae Spach.

Подтриба Helleborinae

Включает 3 рода, Helleborus, Eranthis, Schibateranthis.

Род Helleborus насчитывает в своем составе около 15 видов, дизъюнктивно распространенных в Евразии.

Сведения по морфологическим и эколого-географическим особенностям видов Helleborus содержатся в ряде региональных работ по семейству Ranunculaceae (Post, Dinsmore 1932; Бобров и др.,1937; Handel-Mazzetti, 1939; Вісюліна 1952; Chater et al., 1964; Maire, 1964; Кемулариа-Натадзе 1966), а также в работах по системетике этого семейства (Spach, 1839; Prantl, 1887; Janchen, 1949; Жукова, 1952; Tamura, 1966). Работ, посвященных роду Helleborus, сравнительно немного. Это монография В.Шиффнера (Schiffner 1890) и несколько статей по морфологии, анатомии и цитологии ряда видов (Штромберг, 1976; Martinis, Lovasen-Eberhardt, 1973; Schnettker, 1977). В одной из первых систем Helleborus (Spach, 1839) данный род состоит из трех секций (Euhelleborus, Chionorhodon, Griphorus). Впоследствии система Helleborus трансформировалась К.Прантлем (Prantl 1887), выделившим секции Caulescentes и Scapigeri по характеру надземных побегов (многолетние или ежегодно отмирают), внутрисекционные группы по форме листьев (есть или отсутствуют пластинки у прикорневых и прицветных листьев) и способу их перезимовки (зимнезеленые или летнезеленые). Монограф рода Helleborus В.Шиффнер (Schiffner 1880) повысил ранг секций Caulescentes и Acaules (=Scapigeri) до групп секций, выделив в первой группе три (Syncarpus, Chenopus, Griphorus), во второй — две (Euhelleborus Chionorhodon) секции. Работа В.Шиффнера содержит также пересмотр видового состава рода Helleborus, диагностический ключ, сведения по географии видов, выводы по филогении. Со временем в состав Helleborus была включена еще секция Dicarpon (Ulbrich, 1938), так что в современной трактовке этот род состоит из 6 секций (Helleborus, Chionorh

don Spach, Griphorus Spach et Schiffn., Chenopus Schiffn., Syncarpus Schiffn., Dicarpon Ulbr.).

В монографии В.Шиффнера приведены данные по морфологии проростков и всходов 3 видов рода: H.orientalis (=H.abchasicus A.Br.), H.lividus Ait. (=H.corsicus Willd.), H.foetidus L. Начальные этапы онтоморфогенеза этих и еще 2 видов (H.odorus Walds. et Kit., H.viridis L.) рассмотрены в нескольких работах (Csapody, 1968; Tamura et al., 1977), но детальный анализ морфологических особенностей возрастных групп проведен только для H.orientalis (=H.caucasicus A.Br.) (Заяц, 1969, Дударь, 1970). Имеющиеся в литературе сведения не давали общего представления о жизненных формах всего рода Helleborus. Кроме того, следовало уточнить эволюционные связи его групп видов. Поэтому, пересмотрев жизненные формы взрослых растений видов этого рода, мы обратили внимание на особенности онтоморфогенеза и сопоставили морфологию вегетативных и генеративных органов на фоне эколого-географических особенностей его видов (Зиман, 1977б, 1983а). Для этого мы рассмотрели все доступные гербарные материалы видов Helleborus в ботанических учреждениях Советского Союза и Венгрии, в том числе изучили в уже упоминавшейся коллекции В.Чаподи морфологические особенности проростков и ювенильных растений 6 видов (H.purpurascens, H.foetidus, H.odorus, H.lividus, H.dumetorum Waldst. et Kit., H.niger L.).

Сезонные ритмы и онтоморфогенез двух видов (H.purpurascens и H.orientalis) изучены в природе во время экспедиций по Украине и Центральному Кавказу, а также на опытных участках Института ботаники АН УССР в Феофании и Донецкого ботанического сада АН УССР.

Цветки Helleborus обладают 5-членной чашечкой из крупных кожистых, неопадающих во время плодоношения листочков, венчиком из 8—12 более мелких лепестковидных нектарников трубчато-воронковидной формы, множеством тычинок и 3—10 сидячими плодолистиками. Все элементы цветка расположены по спирали. Наиболее характерной чертой цветков Helleborus являются сросшиеся (у основания, реже полностью) плодолистики. У 2 видов (H.orientalis и H.cyclophyllus Boiss.) плодолистики свободные. Пыльцевые зерна видов Helleborus относятся к одному типу — 3-бороздные, с бородавчатыми мембранами борозд, сетчатой поверхностью мезокольпиумов и прерывистопокровным строением

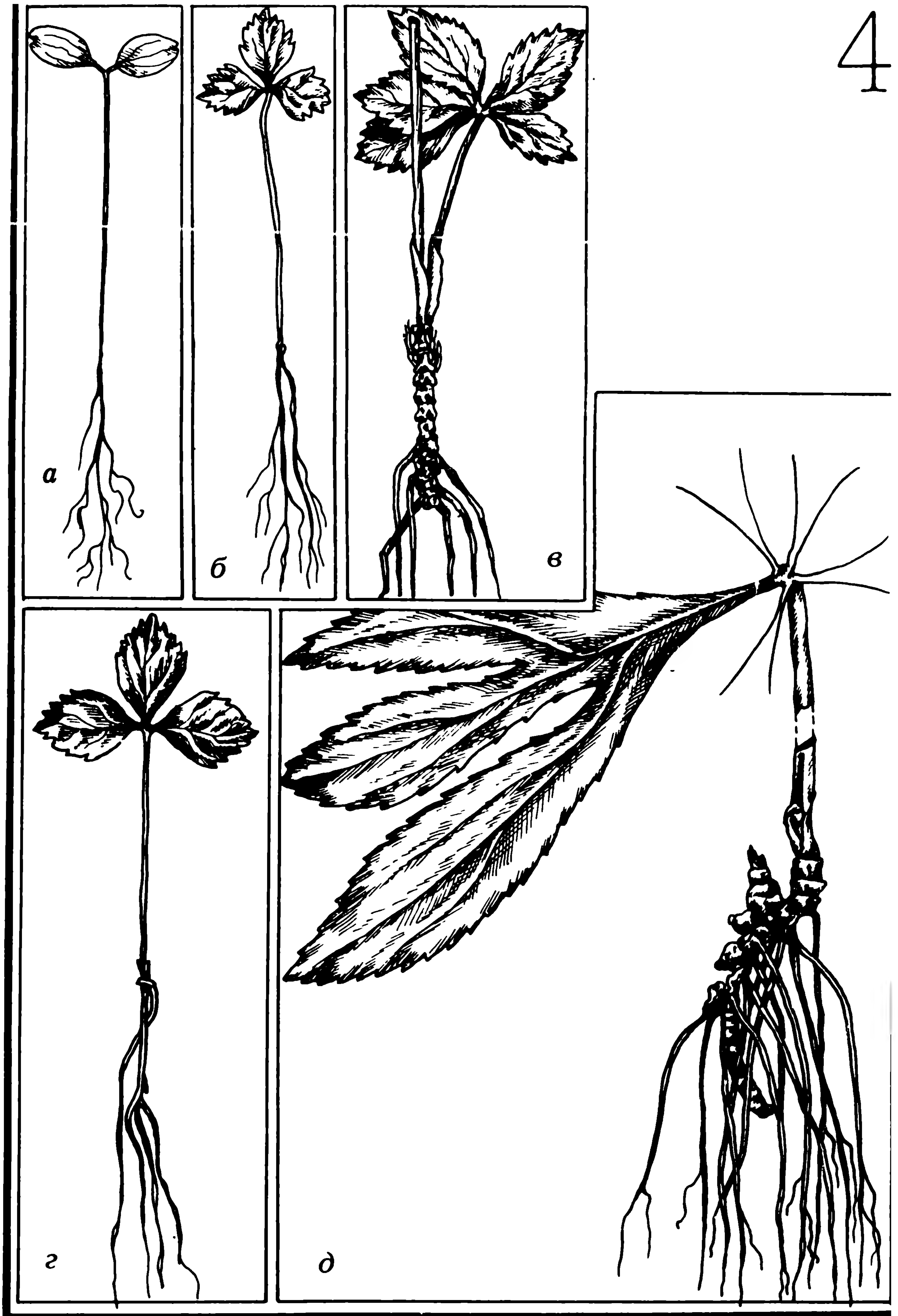


Рис. 4. Основные возрастные состояния Helleborus purpurascens:
а – проросток, *б* – *в* – ювенильные растения, *г* – виргинильное растение, *д* – ге-
нeративное растение

стенок (Kumazawa, 1936; Савицкий, 1978, 1982). В.Д.Савицкий считает палинотип Helleborus примитивным и давно отделившимся от основного палинотипа семейства Ranunculaceae. Для всех видов характерны радиальный тип сосудистых пучков черешков листьев (Tamura, 1964; Decamps, 1976) и один кариотип (Левитский, 1931; Gregory, 1941, Болховских и др., 1969). Основное число хромосом x = 16, т.е. все виды рода — тетраплоиды. Побеги у взрослых растений видов Helleborus полурозеточные. Вегетативные побеги укороченные, преимущественно однолистные, генеративные побеги удлиненные, облиственные только в соцветии. Прорастание надземное, семядольные листья со свободными черешками. Пластинки их в основном эллиптически-продолговатой формы, с несколько суженным основанием и округлой верхушкой. Проростки безэпикотильные, гипокотиль сравнительно длинный, главный корень нитевидный. Листья у взрослых растений пальчато рассеченные, а их продолговато-ромбические сегменты — с зубчатым или лопастным краем. Приблизительно у половины видов листья кожистые, зимнезеленые, причем эта черта характерна для всех видов с кустарничковой формой и для части видов — травянистых поликарпиков. Зимнее неопадение листьев у цветковых растений считается более древним и соответственно примитивным признаком.

При сравнении эволюционного состояния видов Helleborus мы учитывали такие морфологические признаки, как характер плодолистиков (свободные или сросшиеся), листьев (зимнезеленые или летнезеленые), надземных побегов (однолетние или многолетние, с одревеснением). Виды Helleborus относятся, по нашим данным, к двум биоморфотипам и трем биоморфологическим группам. Группа травянистых летнезеленых поликарпиков рассмотрена нами на примере H.purpurascens, изучавшегося в Хмельницкой, Ивано-Франковской и Закарпатской областях, а также на опытном участке. Ареал этого вида охватывает Центральную и Восточную Европу, он распространен в тенистых среднегорных лесных местообитаниях. У проростков семядоли с эллиптически-продолговатой пластинкой, имеющей округлую верхушку и сбежистое основание, длиной 12—15, диаметром около 10 мм, с черешками длиной 10—35 мм. Первый лист с тройчатораздельной пластинкой, сегменты ее вытянуто-ромбические (длиной 12—25, диаметром 8—18 мм), с крупнозубчатым краем. Эпикотиль неразвит, гипокотиль длиной 15—30 мм. Главный корень диаметром меньше 1 мм (рис. 4).

4 Рисунок

Годичные побеги ювенильных растений укороченные, причем их длина с возрастом уменьшается от 10—15 до 3—5 мм. Побеги несут один, реже два листа с тройчато раздельной, впоследствии пальчато-раздельной пластинкой (длина сегмента от 1 до 5 см), также 2—5 пленчатых листа широколанцетной формы и без пластинки (линейные размеры 3—10 мм). Базальная часть главного побега, погружаясь в почву, образует короткое ортотропное корневище. Придаточные корни развиваются со второго года, но главный корень существует еще несколько лет.

Главный побег развивается как моноподиальный закрытый, его последний годичный побег состоит из удлиненного стебля, несущего в базальной части 2—6 сближенных пленчатых ланцетных листьев (длиной 1—3 см), в терминальной части — цимоидное фрондулозное соцветие. Вегетативные побеги взрослых растений укороченные и несут 3—5 прикорневых листьев, из которых только один имеет развитую пластинку стоповидной формы, из 4 или 5 эллиптически-клиновидных сегментов, в свою очередь перисторассеченных на 2—4 сегмента второго порядка.

Длительность жизни главного побега составляет около 10—15 лет, а длительность жизни побегов последующих порядков не превышает 3—4 года. Ветвление корневища, отмирание его базальной части, а также реализация 3—5 почек на одном растении зафиксированы в средневозрастном состоянии. Цветение наблюдается в апреле, а внутрипочечное подземное формирование генеративного побега — в предыдущий год. В сентябре-ноябре высота почки составляет 10—20 мм, она содержит 5—6 листьев и зачаток верхушечного цветка с линейными размерами околоцветника 2—4 мм. Побег следующего порядка развивается из боковой почки, т.е. побеговая ось переходит к симподиальному нарастанию, и корневище генеративных особей состоят из цепочковидного ряда восходящих участков.

Близкими признаками жизненной формы характеризуются H.dumetorum, H.viridis, H.cyclophyllus из секции Helleborus, произрастающие в лесных местообитаниях Центральной, Западной и частично Южной Европы. Кроме того, в состав рассмотренной биоморфогруппы входят H.chinensis Maxim. и H.thibeticus Franch. — травянистые поликарпики с полурозеточными побегами и летнезелеными листьями. По морфологии цветка эти виды отличаются от всех других видов Helleborus (обладают только двумя плодолистиками), что дало

О.Ульбриху основание выделить их в секцию Dicarpon (Ulbrich, 1938).

Данные виды произрастают на западе Восточной Азии (Сикано-Юньнаньская, Центральнокитайская и Северокитайская провинции) и были найдены там еще в конце XIX ст. (Franchet, 1888; Maximowicz, 1890). Мы изучали гербарные образцы обоих китайских видов в коллекции БИНа АН СССР (LE): H.chinensis — сборы Н.Петрова в провинции Ганьсу (северный склон горы Кундуньшан, широколиственный лес на высоте 1900 м), H.thibeticus — сборы K.P.Farges в провинции Сычуань. Для жизненной формы данной группы видов характерное сочетание травянистых ежегодно отмирающих побегов с летнезелеными листьями. В группе есть виды как с продвинутым цветком (со сросшимися плодолистиками), так и виды с примитивным цветком (у H.cyclophyllus плодолистики свободные). Вторая биоморфогруппа состоит из зимнезеленых травянистых поликарпиков, произрастающих в полутенистых кустарниково-опушечных местообитаниях Кавказа, Малой Азии, Южной и частично Центральной Европы (две провинции Средиземноморской и четыре провинции Циркумбореальной области). В нее входят виды трех секций: H.orientalis, H.odorus, H.multifidus Vis., H.bocconei Ten. из секции Helleborus, H.niger из секции Chionorhodon, H.vesicarius из секции Syncarpus.

Биоморфологические особенности видов данной группы мы рассмотрели на примере H.orientalis. Главный побег этого вида развивается несколько лет как моноподиальный, и длина составляющих его годичных побегов уменьшается от 10—20 до 3—5 мм. Форма пластинок семядолей эллиптическая, с округлыми верхушкой и основанием, но верхушка посредине внезапно сужена в острие. Пластинка первого листа тройчатолопастная, последующие листья тройчато- и пальчато-раздельные. Годичные побеги ювенильных растений укороченные, несут по 1 или 2 листа с пластинкой и 3—4 пленчатых листа. Для генеративных растений характерны симподиальное нарастание побегов, ветвление корневища и другие признаки, присущие жизненной форме H.purpurascens. Т.В.Заец (1969) и Ю.А.Дударь (1970) обратили внимание на то, что ростовые процессы у этого вида не прекращаются зимой, листья отмирают в начале весны, а длительность жизни монокарпатического побега составляет от 20 до 36 месяцев, охватывая 2—4 календарных года.

Виды обеих биоморфогрупп могут быть отнесены к одному биоморфотипу. Структура побегов на протяжении жизненного цикла у всех видов полурозеточная, хотя только один из прикорневых листьев имеет развитую пластинку, остальные представляют собой пленчатые чешуи. Главный побег развивается как моноподиальный закрытый полициклический. После отмирания его терминальной части побеги следующих порядков также развиваются несколько лет. Корневища короткие, представлены симподиальной системой остатков монокарпатских побегов, главный корень рано отмирает. Различия между видами этих биоморфогрупп заключаются в том, что у видов первой группы листья разворачиваются в апреле-мае и отмирают в июле, у второй группы листья кожистые, показываются на поверхности почвы в мае-июне, отмирая только следующей весной.

Биоморфогруппа зимнезеленых кустарников состоит из двух видов, H.foetidus из монотипной секции Griphorus и H.lividus из монотипной секции Chenopus. Мы рассмотрели морфологические особенности возрастных стадий обоих видов на материалах коллекции В.Чаподи, кроме того, наблюдали сезонные ритмы у H.lividus в Центральном республиканском ботаническом саду АН УССР (Киев). Семядольные листья у обоих видов имеют продолговато-ланцетную пластинку с округлой, внезапно заостренной верхушкой и сбежистым основанием. Длина пластинки 15—25 мм, диаметр 6—8, длина черешка 7—15 мм. Первый лист тройчато раздельный, с ромбически-продолговатыми сегментами и острозубчатым краем (длина сегментов 15—25 мм, диаметр 10—12, длина черешка 2—4 мм). Проростки и всходы обладают нитевидным главным корнем, у ювенильных и взрослых растений развита придаточно-корневая система. Побеги ювенильных и генеративных растений состоят из укороченных годичных побегов, несущих несколько листьев с кожистой пальчато рассеченной пластинкой из продолговато-ромбических сегментов с острозубчатым колючим краем.

Монокарпические побеги имеют вид прямостоячих неветвистых стволиков, покрытых поперечными рубцами — следами отмерших листьев и после плодоношения отмирают почти до основания, и это сближает данную жизненную форму с травянистыми растениями и отличает от настоящих древесно-кустарниковых форм. М.Тамура (Tamura, 1966) считает стебли H.lividus ложнодревесными, так как межпу

...ный камбий в них не развивается, вторичная ткань образуется непосредственно в сосудистых пучках и рассеяна во всех тканях. Одревеснение стеблей этого вида, по мнению М.Тамуры, вторично, т.е. производно от травянистой структуры, но в литературе есть и противоположное мнение (Mujko-Lacza, Fekete, 1970) о том, что кустарнички H.lividus и H.foetidus — наиболее древняя группа рода Helleborus. H.lividus произрастает спорадически в Балеарской и Лигурийско-Тирренской провинциях Средиземноморской области. Жизненная форма зимнезеленого кустарничка у этого вида связана, по-видимому, с теплым и засушливым климатом. Ареал H.foetidus более широкий. Он охватывает, кроме трех провинций Средиземноморской области (Восточносредиземноморская, Юго-западносредиземноморская, Балеарская), также ряд территорий в Центральной Европе (Франция, Австрия, частично Венгрия, ГДР и ФРГ), и там, особенно в Альпах, кустарничковый габитус этого вида выглядит как атавизм.

Среди современных видов рода Helleborus к предковой группе рода наиболее близка, по нашему мнению, группа зимнезеленых травянистых поликарпиков, так как ее виды обладают примитивными зимнезелеными листьями и травянистыми побегами, а некоторые (H.cyclophyllus) — и примитивным цветком со свободными плодолистиками. Общий ареал рода Helleborus охватывает Западную, частично Восточную и Южную Европу, Северную Африку, Малую Азию, Кавказ, западную часть Восточной Азии. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для флоры Центрально-Европейской провинции, на территории которой произрастают виды, относящиеся к тому же ко всем трем рассмотренным нами биоморфогруппам.

Род Eranthis Salisb. включает около 10 видов, распространенных в нескольких областях Евразии с умеренным климатом. Сведения о морфологических и эколого-географических особенностях видов этого рода содержатся в ряде работ по систематике семейства Ranunculaceae, а также в региональных флористических обработках (Franchet, 1888; Бобров и др., 1937; Nakai, 1937; Tamura, 1963; Воробьев и др., 1966).

В литературе есть некоторые сведения по морфологии всходов 3 видов (E.hiemalis Salisb.-Decamps, 1976; Tamura et al., 1977; Muller, 1978; E.cilicica Schott., E.pinnatifida Ma-

xim. — Tamura et al., 1977). Собран материал по возрастным стадиям E.longistipitata на Памиро-Алтае (окрестности Душанбе), описали по гербарию Чаподи (Естественно-исторический музей Будапешта, Венгрия) начальные стадии онтоморфогенеза E.hiemalis, кроме того, в коллекциях Института ботаники АН УССР, БИНа АН СССР, Института ботаники АН ТаджССР, Памирского биологического института АН ТаджССР, Института ботаники АН КазССР пересмотрен гербарий взрослых растений видов этого рода (Зиман, 1977б). Все виды Eranthis относятся к одной жизненной форме и представляют собой травянистые поликарпики с безрозеточными или полурозеточными симподиально возобновляющимися побегами и придаточной корневой системой. Подземная часть побега взрослого растения состоит из округлого клубня, годичные побеги укороченные вегетативные или удлиненные генеративные. Вегетативные побеги несут по одному длинночерешковому листу с пальчато рассеченной пластинкой, генеративные побеги одноцветковые однолистные, с сидячим листом, вплотную приближенным к цветку. Проростки E.hiemalis обладают эллиптически продолговатыми семядолями с округлой верхушкой и сросшимися в трубку черешками. Длина пластинки 5—15 мм, диаметр 2—5 мм, длина черешки 20—50 мм. Гипокотиль неразвит, корешок нитевидный. Ювенильные растения состоят из округлого клубня диаметром 2—5 мм (первый годичный побег) и одного листа с 3-лопастной пластинкой из цельных или надво рассеченных сегментов длиной 5—15 мм и черешком длиной 3—10 см. В последующие годы развиваются укороченные годичные побеги, несущие по одному длинночерешковому листу с пальчато рассеченной пластинкой все увеличивающихся размеров и 2 или 3 мелких (длиной 2—5 мм) чешуевидных листа. Увеличиваются также размеры клубня. После первого плодоношения главный побег отмирает вместе с клубнем, и новые побеги из клубня и одного листа развиваются и отмирают ежегодно. У генеративных растений наблюдаются образование недолговечных горизонтальных столонов и вегетативное размножение при их помощи. E.longistipitata, который мы наблюдали в Таджикистане, и E.pinnatifida, по данным М.Тамуры (Tamura et al., 1977), отличаются многолетним циклом развития клубней как у ювенильных, так и у генеративных растений, а также наличием у проростков только одной семядоли.

Все виды Eranthis — эфемероиды, с ранневесенним коротким периодом вегетации и цветения. У цветков Eranthis околоцветник двойной, 5 или 6 круглых быстро опадающих чашелистиков и 5 трубчатых более мелких нектарников, расположенных кругами. Тычинок неопределенное количество, плодолистиков 5 или 6, свободных. Плоды — многолистовки на ножках длиной 5—6 см.

Для видов Eranthis характерны пыльцевые зерна 3- или 6-бороздного типа, шаровидные или эллипсоидальные, с мелкобородавчатой поверхностью апертур и сетчатым мезокольпиумом (Савицкий, 1978, 1982), радиальное строение проводящих пучков в черешках листьев, однолакунные семядоли с одним следом и трехлакунные листья ювенильных и взрослых растений (Tamura, 1964; Decamps, 1976), сходные кариотипы и основное число хромосом x = 8 (Gregory, 1941).

Т. Накаи (Nakai, 1937) выделил виды Eranthis с одной семядолей и многолетними клубнями в самостоятельный род Schibateranthis, с чем мы не можем согласиться, так как отличий по морфологическим особенностям цветков, листьев и побегов, а также анатомическим, палинологическим и кариологическим особенностям всех видов Eranthis s.l. нет. Получение путем эксперимента (Haccius, 1960) у односемядольных видов Eranthis двух семядолей и наоборот указывает на факультативность и одновременно небольшую эволюционную значимость этого признака, и мы считаем, что отличия между односемядольными видами Eranthis с многолетними клубнями и двусемядольными видами с однолетними клубнями находятся на уровне межсекционных.

Многие виды Eranthis являются сциофитами-мезофитами, но некоторые из них произрастают в открытых ксерофитных местообитаниях. Ареал рода охватывает 15 провинций 4 областей Евразии (Восточно-Азиатская, Циркумбореальная, Ирано-Туранская, Средиземноморская) и характеризуется дизъюнкциями. Так, в Восточной Азии виды Eranthis встречаются в Сикано-Юньнаньской, Маньчжурской и Японо-Корейской провинциях, но отсутствуют в Центральном Китае и Гималаях, в Циркумбореальной области произрастают на юге Европы и в Южной Сибири, но отсутствуют в Западной, Центральной и Восточной Европе, а также на Кавказе. Характерно, что виды Eranthis, произрастающие на востоке Восточно-Азиатской области (E.sibirica DC., E.stellata Maxim.), приурочены к тенистым лесным местообитаниям и рассматри-

ваются (Васильев, 1958; Красноборов, 1976; Малышев, 1976) как реликты теплоумеренной лесной третичной флоры, в то время как в западной части Восточной Азии (китайский эндемик E.albiflora Franch.), а также в Средней Азии (E.longistipitata) виды этого рода встречаются преимущественно в открытых местообитаниях средне- и высокогорья.

Подтриба Nigellinae Spach

Состоит из 3 родов, Nigella L., Komaroffia Kuntze, Garidella L., которые часто (Бобров и др., 1937; Chater et al., 1964) рассматриваются как один род Nigela s.l. Род Nigella s.str. состоит из 20 видов, роды Komaroffia и Garidella олиготипные. Данные по систематике и морфологическим особенностям видов подтрибы содержатся как в литературе по флористике и систематике более широкого плана (Spach, 1939; Prantl, 1887; Parsa, 1951; Maire, 1964; Камелин, 1973), так и в специальных работах по Nigella (Pant, Mehra, 1964; Strid, 1970; Slavikova, 1974). Виды всех трех родов относятся к одной жизненной форме и являются однолетниками с полурозеточными побегами и стержневой корневой системой. Листья преобладают перисторассеченные, из узких сегментов, иногда (Komaroffia) часть листьев цельные. У некоторых видов верхние стеблевые листья сближены, образуя подобие прицветного покрывала. Цветки циклические, имеют двойной пентамерный околоцветник, трубчато-двугубые лепестки, синкарпный гинецей. Для всех видов подтрибы характерны общий дорсивентральный тип проводящих пучков в черешках листьев (Slavikova, 1974; Decamps, 1976), основное число хромосом (x = 6) и близкие кариотипы — из 3—4 пар метацентриков со спутниками, двух пар метацентриков без спутников и одной пары субтелоцентриков, а также пыльцевые зерна одного типа (3-бороздные с шипиковато-сглаженными мембранами апертур, редкошипиковатой или гладкой поверхностью мезокольпиумов — Савицкий, 1978, 1982).

Виды секций Nigella — Nigella, Nigellaria DC., Nigellastrum Moench, а также виды Komaroffia, Garidella отличаются между собой по характеру чашелистиков (крупные неопадающие у Komaroffia, Negella, мелкие, быстро опадающие у Garidella), форме и размерам нектарников, степени срастания плодолистиков. Мы, как и И.М.Крашенинников (Бобров и др., 1937), рассматриваем род Nigella широко, включая в него виды Garidella и Komaroffia на уровне секций.

Ареал рода Nigella s.l. евразиатско-африканский, его виды распространены в 6 провинциях Средиземноморской, семи провинциях Ирано-Туранской, а также частично в Циркумбореальной, Макаронезийской, Сахаро-Аравийской и Судано-Замбезийской областях. Максимальное количество видов сосредоточено на территории Восточносредиземноморской провинции (14 видов), флора которой характеризуется самым высоким уровнем видового эндемизма Nigella и, по-видимому, сыграла наибольшую роль в дифференциации данного рода. Максимальное сосредоточение видов Nigella на территории Древнего Средиземья, а также их строгая экологическая приуроченность к открытым сухим местообитаниям позволяют согласиться с мнением Р.В.Камелина (1973), предположившего, что генезис этого рода был связан с древнесредиземноморскими прашибляками и другим ксерофитным редколесьем.

Триба Delphineae Benth. et Hook.

Триба Delphineae состоит из 4 родов.

Род Aconitum L. содержит в своем составе около 300 видов, широко распространенных на территории Северного полушария, преимущественно в Евразии, частично в Северной Америке, также на севере Африки. Сведения о видах Aconitum во флористических работах многочисленны (Handel-Mazzetti, 1939; Гроссгейм, 1936; Малышев, 1965; Ohwi, 1965; Красноборов, 1976; Чопик, 1976; Keener, 1976б). Большинство авторов при изучении отдельных групп традиционно использовало систему рода Aconitum, разработанную А.Декандолем (DeCandolle, 1824), в которой секции (Anthora DC., Lycoctonum DC., Napellus DC., Cammarum DC.) отличались преимущественно окраской элементов околоцветника, а также формой чашелистиков. О.Штапф (Stapf, 1905, 1907), изучая виды Aconitum во флоре Индии, обратил внимание на морфологические особенности подземных органов, а также на длительность их жизни, в результате чего предложил выделить однолетник A.gymnandrum Maxim. в монотипную секцию. Р.Рапойч (Rapaics, 1907) разработал новую систему рода Aconitum из 3 подродов (Paraconitum (Stapf) Rapcs., Tuberaconitum (Stapf) Rapcs., Gymnaconitum (Stapf) Rapcs.) и 5 секций (Lycoctonum DC., Galeatum Rapcs., Euaconitum, Americana Rapcs., Bisma Rapcs.) на основе разработок

О.Штапфа (Stapf, 1905). Эта система малопризнана, особенно в Советском Союзе, но очень интересна тем, что внутриродовые группы Aconitum различаются в ней жизненными формами.

Е.И.Штейнберг (Бобров и др., 1937), изучавшая видовой состав Aconitum во флоре Советского Союза, предложила ввести в состав системы рода Aconitum секцию Catenata Steinb., выделила в пределах видов флоры Советского Союза 20 рядов, описала 10 новых видов. Впоследствии критический пересмотр видового состава Aconitum во флорах многих регионов нашей страны (Сибирь, Дальний Восток, Кавказ, Средняя Азия) осуществил В.Н.Ворошилов (1945, 1964, 1965, 1975), описавший несколько новых видов, пересмотревший статус уже описанных и рассмотревший филогенетические связи нескольких групп рода. Виды Aconitum во флоре Украины изучала Е.Д.Висюлина (Вісюліна, 1952), Кавказа — Н.И.Буш (Кузнецов и др., 1903), Л.М.Кемулариа-Натадзе (1966). Из зарубежных работ, посвященных этому роду, следует отметить региональные исследования его видов во флорах Европы (Reichenbach, 1820; Chater et al., 1964; Skalicky, 1966; Seitz, 1969) и Азии (Nakai, 1935, 1955; Lauener, 1963, 1964; Riedl, 1978). Наиболее ценными являются работы, посвященные пересмотру системы и видового состава Aconitum в полном объеме рода (Tamura, 1966; Layener, Tamura, 1978; Tamura, Lauener, 1979), к сожалению, пока не законченные. Род Aconitum, в обработке М.Тамуры и Л.Лауэнера, состоит из 3 подродов и 9 секций. Этой системой мы и воспользовались, проводя сравнительно-морфологический анализ. Мы пытались уточнить эволюционное состояние и филогенетические связи внутриродовых групп Aconitum на основе пересмотра и сопоставления морфологических признаков цветков, плодов, вегетативных органов, а также пыльцевых зерен, кариологических и анатомических особенностей — с отбором наиболее устойчивых и по возможности качественных признаков, сравнимых по их эволюционной значимости (Зиман, 1983б).

Рассмотрены морфологические особенности вегетативных и генеративных органов почти всех видов рода Aconitum по гербарным материалам из 14 ботанических учреждений Советского Союза и Венгрии. В природе мы изучали онтоморфогенез у 16 видов рода: A.moldavicum Jacq., A.hosteanum Schur, A.nanum Baumg., A.firmum Reichb., A.gracile

Reichb., A.eulophum Reichb., A.jacquinii Reichb., A.anthora L. — на Украине (Карпаты, Полесье, Крым), A.anthora, A.krylovii Steinb., A.barbatum — в горах Алтая, A.anthora, A.pubiceps, A.orientale, A.nasutum Fisch. et Reichb. — на Кавказе, A.nemorum M. Pop., A.zeravschanicum Steinb. — в горах Средней Азии (Памиро-Алай, Северный Тянь-Шань). Общими признаками генеративных органов видов Aconitum являются спиральное расположение частей цветка и зигоморфный околоцветник. Чашечка 5-членная, из крупных и ярких листочков (верхний самый крупный и с шлемовидным выпячиванием). Два лепестковидных нектарника мельче чашелистиков, состоят из отгиба со шпорцем, еще есть 3—6 мелких чешуевидных стаминодиев. Тычинок много, с лентовидными нитями, плодолистиков 3—12, свободные, плоды — листовки. Н.И.Буш (Кузнецов и др., 1903), исследовавший кавказские виды Aconitum, отметил, что по морфологическим признакам цветка они настолько сходны или связаны взаимопереходами, что разграничить их почти невозможно. Э.Гетц (Götz, 1967), изучавший среднеевропейскую группу A.variegatum, смог выделить совсем немного константных признаков цветка, в основном количественных. Кроме цветка, в данном роде вариабельны также форма соцветий и листьев — признаки, традиционно используемые наряду с признаками цветка при исследовании систематики и филогении.

Основные эволюционные тенденции цветка Aconitum состояли, как показал анализ литературы (Tamura, 1963, 1966; Leppik, 1964; Puri, 1975), в изменении формы шлема (от ладьеобразного, с небольшой кривизной, к высокому коническому или цилиндрическому), шпорца нектарника (от короткого прямого к головчатому, крючковидному или спирально согнутому), уменьшении и стабилизации количества плодолистиков и плодов. Эти изменения были, как считают многие авторы, приспособительными к определенным опылителям. При сравнении подродов и их секций по вышеназванным признакам очень заметен параллелизм в развитии морфоструктур цветка, что проявляется в наличии примитивных черт околоцветника и гинецея у представителей всех подродов, а также существовании видов с продвинутыми признаками в подродах Aconitum и Paraconitum.

Всем видам Aconitum присущи пыльцевые зерна одного типа — 3-бороздные, преимущественно эллипсоидальные, с крупнобугорчатой поверхностью апертур и шиповатым ме-

зокольпиумом (Kumazawa, 1936; Иванова, 1947; Савицкий, 1978, 1982; Петров, Борисова-Иванова, 1980). Общими чертами видов рода являются радиальный тип проводящих пучков в черешках листьев и трехлакунная их структура (Tamura, 1966; Decamps, 1974, 1976). Нет также четких межвидовых различий в характере устьиц. Анатомические исследования нескольких видов Aconitum, выполненные С.А.Туманян (1965), показали некоторые различия в расположении склеренхимы и флоэмы на надсекционном уровне.

Морфологические особенности хромосом у видов этого рода близкие: определенное количество длинных медианных и более коротких хромосом с перетяжками, а также со спутниками.

Большинство видов Aconitum — диплоиды с основным числом хромосом x = 8, но есть также полиплоиды, входящие преимущественно в состав подрода Aconitum (Болховских и др., 1969, Puri, 1975; Ростовцева, Дюрягина, 1977; Малахова, Маркова, 1982). На фоне вариабельных по форме цветков и плодов побеговые органы и жизненные формы у видов этого рода характеризуются константными морфологическими признаками, диагностичными на уровне подродов. Изучение жизненных форм видов Aconitum длительное время было фрагментарным и затрагивало отдельные признаки немногих видов, причем большей частью только у взрослых растений (Lubbock, 1892; Монтеверде, 1945; Дюрягина, 1976). Серия последних детальных исследований (Csapody, 1968; Рысина, 1973; Васильева, 1974; Серебрякова, Полынцева, 1974; Барыкина и др., 1976, 1977а, б; Михайловская, 1976; Литвиненко, 1977а, б, в, 1981) охватила 14 видов из двух подродов. В это же время неоднократно рассматривались вопросы эволюции жизненных форм Aconitum, в результате чего было разработано несколько схем морфогенетических рядов внутри данного рода, среди которых предложения Т.А.Гуланян (1976), Р.П.Барыкиной и др. (1977б) и О.И.Литвиненко (1977б) являются детализацией и дальнейшей разработкой гипотезы Т.И.Серебряковой и Н.А.Полынцевой (1974), а схема В.Н.Ворошилова (1977) противоречит им. По данным нашего изучения взрослых растений видового состава Aconitum в пределах этого рода есть 5 жизненных форм, свойственных выделенным нами биоморфологическим группам (Зиман, 1977б). Нами опубликован также анализ морфологических особенностей и филогении рода (Зиман, 1983б).

Все виды Aconitum, за исключением однолетника A.gymnandrum, являются травянистыми поликарпиками. Листья у видов Aconitum простые, у преимущественного большинства видов пальчато рассеченные или пальчато-раздельные, с изменчивой формой сегментов. Нижние и средние стеблевые листья с очередным расположением по стеблю, верхние листья супротивные или почти супротивные.

Прорастание надземное. Для видов, изучавшихся нами в природе, характерны округло-эллиптическая форма пластинки семядольных листьев и свободные черешки, но у некоторых видов эти черешки срастаются почти на всем протяжении в трубку. Первый настоящий лист ювенильных особей A.moldavicum, A.firmum и других видов, наблюдавшихся нами в природе, разворачивается как тройчатолопастный, но боковые лопасти вскоре делятся на две части. Видимо, поэтому ряд авторов (Рысина, 1973; Müller, 1978) рассматривают первые листья Aconitum как пальчато рассеченные. Побеги у взрослых растений видов подродов Paraconitum и Gymnaconitum в основном с укороченными междоузлиями и характеризуются полурозеточной структурой, для побегов видов подрода Aconitum характерны удлиненные междоузлия и безрозеточная структура. У видов Paraconitum монокарпические побеги развиваются по многолетнему циклу, у видов Aconitum они однолетние. Для всех них характерны симподиальное возобновление и нарастание побегов. Наличие у рассмотренных нами в природе видов Aconitum розеточной фазы, иногда только на ранних этапах вегетации или в самом начале жизненного цикла, позволяет предполагать, что полурозеточные побеги в этом роде первичны по отношению к безрозеточным.

Aconitum — один из немногих родов семейства Ranunculaceae, в котором наблюдаются прямостоячие и лианные побеги. Видов с лианными побегами сравнительно немного (около 50), но они входят в состав обоих многовидовых подродов и, что представляет наибольший интерес, распространены по всей территории родового ареала. У лианных видов Aconitum нет экологической приуроченности — часть из них произрастает в лесных местообитаниях, где лианная форма роста имеет функциональную нагрузку, а некоторые распространены на открытых местах, в том числе в горах, где часть видов (гималайские A.stapfianum Hand.-Mazz., A.bulbiferum Hand.-Mazz.) достигает верхнего предела распространения

цветковых растений (5—6 тыс. м). Это выглядит скорее атавизмом, чем прогрессивным приспособлением, поэтому именно его мы считаем наиболее существенным в решении вопроса о первичной форме роста побегов Aconitum и поддерживаем предложение О.И.Литвиненко (1977а, б) о примитивности лиан в этом роде. Корневая система у взрослых растений всех видов, кроме стержнекорневого A.gymnadrum, вторичная, из придаточных корней.

Морфологические особенности однолетника A.gymnandrum, представляющего подрод Gymnaconitum, исследовал ряд авторов (Brühl, 1895; Stapf, 1907; Handel-Mazzetti, 1939). Мы познакомились с гербарными образцами этого вида в гербарии Ботанического института АН СССР (LE) и отмечаем наличие полурозеточных побегов и стержневой корневой системы, дважды тройчато рассеченных листьев и цветков с раскрытой чашечкой, слабо выраженным шлемом, лепестковидными нектарниками почти без шпорца и с небольшой губой, 5—12 плодолистиками, рацемоидных соцветий. A.gymnandrum дизъюнктивно распространен в Западном Китае (Северо-Восточный Тибет, Цинхай, Сычуань, Ганьсу) и Северной Индии (Восточные Гималаи) и произрастает на открытых, часто рудеральных местообитаниях высокогорий (высота 3—4,7 тыс. м). Р.Рапойч (Rapaics, 1908) рассматривал A.gymnandrum как третичный реликт, и современные данные о его морфологических и эколого-географических особенностях не изменяют этого представления. Очевидно этот вид является древней боковой ветвью развития рода Aconitum.

Подрод Paraconitum включает около 40 видов, входящих в состав четырех секций (Galeatum Rapcs., Alatospermum Tam., Fletcherum Tam., Lycoctonum DC.) и относящихся, по нашим данным (Зиман, 1977б), к одной жизненной форме.

Наблюдения над онтоморфогенезом 5 видов из этого подрода (A.moldavicum, A.hosteanum, A.barbatum, A.orientale, A.krylovii) несколько уточнили существующие в литературе представления о возрастных изменениях их жизненной формы. Полученные данные по морфологическим особенностям проростков и ювенильных растений этих видов близки к имеющимся в литературе сведениям о A.excelsum Reichb. Так, семядоли всех видов имеют эллиптически-округлую пластинку и почти свободные черешки, их эпикотиль неразвит, гипокотиль короткий и утолщен, первичный корешок

...идный (рис. 5). Главный побег нарастает на протяжении 5
...7 лет моноподиально и состоит из укороченных годичных побегов, несущих по одному листу с развитыми черешком и пластинкой (тройчатолопастной, затем пальчато рассеченной формы), а также по одному или два мелких пленчатых листа. В последующие годы на главном побеге, сохраняющем розеточную структуру, развивается 3—5 листьев с пластинкой, после чего он реализуется в полурозеточный генеративный побег, состоящий из прикорневой розетки листьев, нескольких удлиненных междоузлий и верхушечного соцветия. После плодоношения главный побег на значительном протяжении отмирает, и побеговая система переходит к симподиальному по обновлению и нарастанию за счет перевершинивания боковых побегов, которые развиваются как укороченные розеточные еще в предгенеративный период. Побеги второго и последующих порядков имеют меньшую, чем главная ось, длительность жизни. Базальные части главного и боковых побегов, погружаясь в почву, образуют эпигеогенные ветви каудекса. Придаточные корни развиваются в конце ювенильной фазы и постепенно сменяют систему главного корня.

Рисунок

По совокупности признаков побегов виды подрода Paraconitum следует отнести к первой, наиболее примитивной (по Т.И.Серебряковой, 1977) модели побегообразования травянистых растений. У большинства видов этого подрода в строении цветка, особенно околоцветника, преобладают продвинутые черты (высокий шлем, сложное строение, длинного шпорца), на что обратил внимание еще П.Шарфеттер (Scharfetter, 1953). Но несколько видов характеризуются примитивными признаками цветков. Так, у A.fletcheranum Et Tayl. из секции Fletcherum Tam. шлем низкий ладьевидный, нектарники почти без шпорца, плодолистиков 6—8. Низкий шлем, короткие и прямые шпорцы нектарника присущи также A.moschatum (Stapf) Bruhl et Duthie из секции Galeatum Papcs. В связи с вышеуказанными особенностями цветков положение этих видов и секций, которые они представляют, в системе рода Aconitum спорное.

Отмечая большое сходство признаков побеговых органов у A.fletcheranum, A.moschatum и остальных видов подрода Paraconitum, мы считаем целесообразным поддержать мнение Л.Лауэнера и М.Тамуры (Lauener, Tamura, 1978) о включении секций Fletcherum, Galeatum в состав подрода

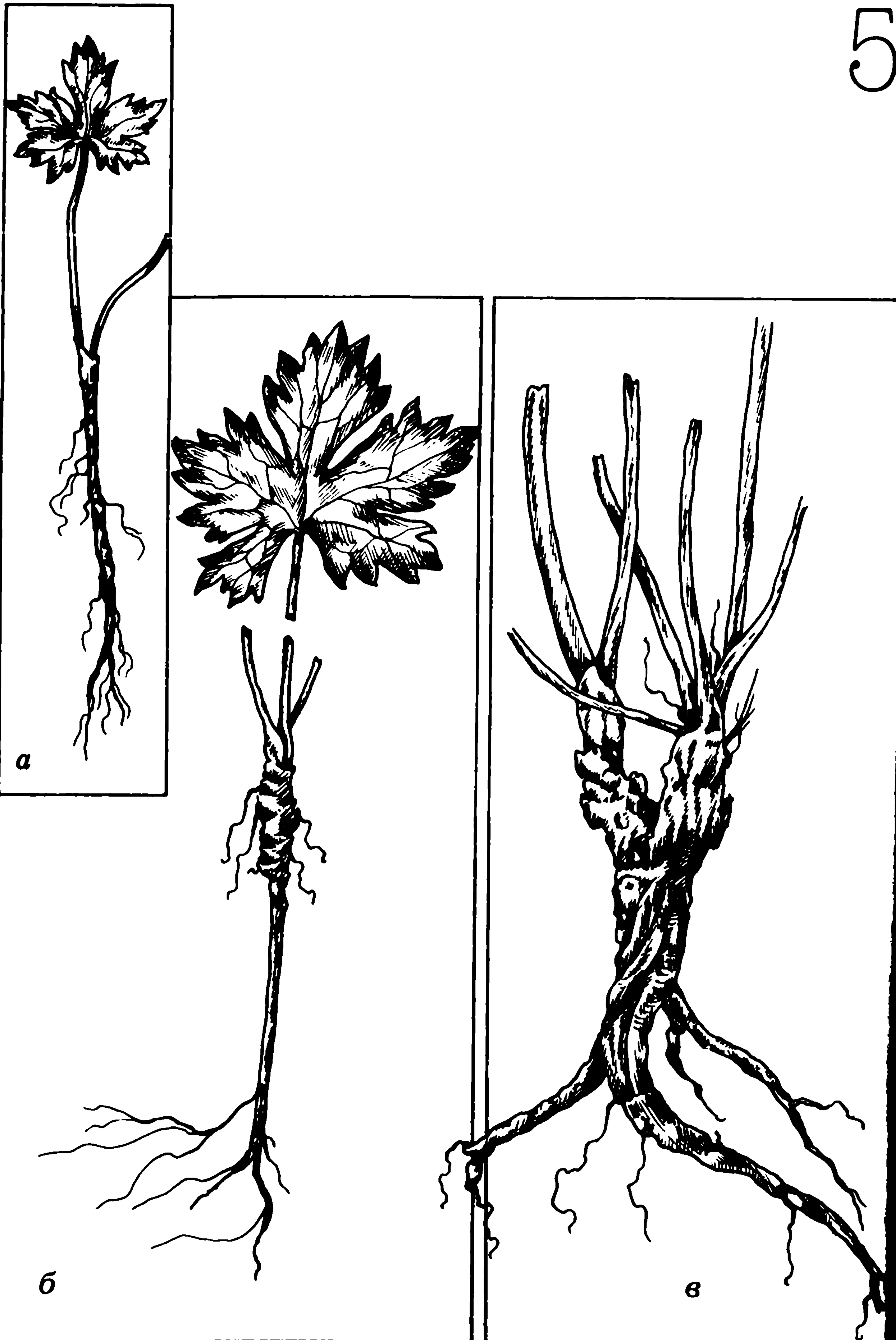


Рис. 5. Основные возрастные состояния Aconitum hosteanum:
а – ювенильное растение, *б* – виргинильное растение, *в* – генеративное растен

Paraconitum. Одновременно следует признать, что вышеназванные секции в пределах подрода Paraconitum находятся на наиболее низком эволюционном уровне, а биоморфоструктура видов этого подрода является не только примитивной, но и консервативной, обеспечившей стабильность жизненной формы. Поэтому генезис данной биоморфогруппы со времени ее отделения от предковой группы Aconitum должен был осуществиться преимущественно трансформацией цветков, плодов, листьев.

Подрод Aconitum состоит из 5 секций (Aconitum, Anthora DC., Austrokoreensia Nakai, Sinaconitum Wang, Catenata Steinb.) и включает свыше 200 видов, относящихся к трем биоморфогруппам. К первой биоморфогруппе, судя по анализу гербария взрослых растений, относится около 200 видов из 4 секций. Проростки у видов секции Aconitum (A.firmum, A.nanum, A.gracile, A.variegatum) по своим морфологическим особенностям близки к таковым у видов подрода Paraconitum. Так, пластинки их семядолей округло-продолговатые, а черешки свободные почти от основания, эпикотиль неразвит, гипокотиль короткий, слегка вздутый, главный корень нитевидный (рис. 6). Несколько сходны также признаки годичных побегов ювенильных растений (однолистные укороченные).

6
Рисунок

Но уже на ранних этапах онтоморфогенеза отличия между видами обеих биоморфогрупп становятся значительными. Так, главный побег A.firmum и других видов заканчивает свое развитие на 3-й или 4-й год как удлиненный безрозеточный и в вегетативном состоянии, т.е. является открытым. После этого у растений формируются одиночные годичные побеги, состоящие из подземного плагиотропного междоузлия длиной 1—4 мм, мелкого цилиндрически-конического клубня и надземной безрозеточной части. Почка возобновления на верхушке клубня дает ежегодно новые побег и клубень с почкой, а прошлогодние побег и клубень почти в это же время отмирают. Через несколько лет наблюдается переход растений в генеративное состояние, но характер побегообразования при этом не изменяется.

Таким образом, для взрослых растений данной биоморфогруппы характерны безрозеточная структура и однолетний цикл развития побегов, а также наличие стеблекорневых клубней. Длина горизонтального побега между клубнями у A.gracile и A.variegatum из секции Aconitum, которые мы на-

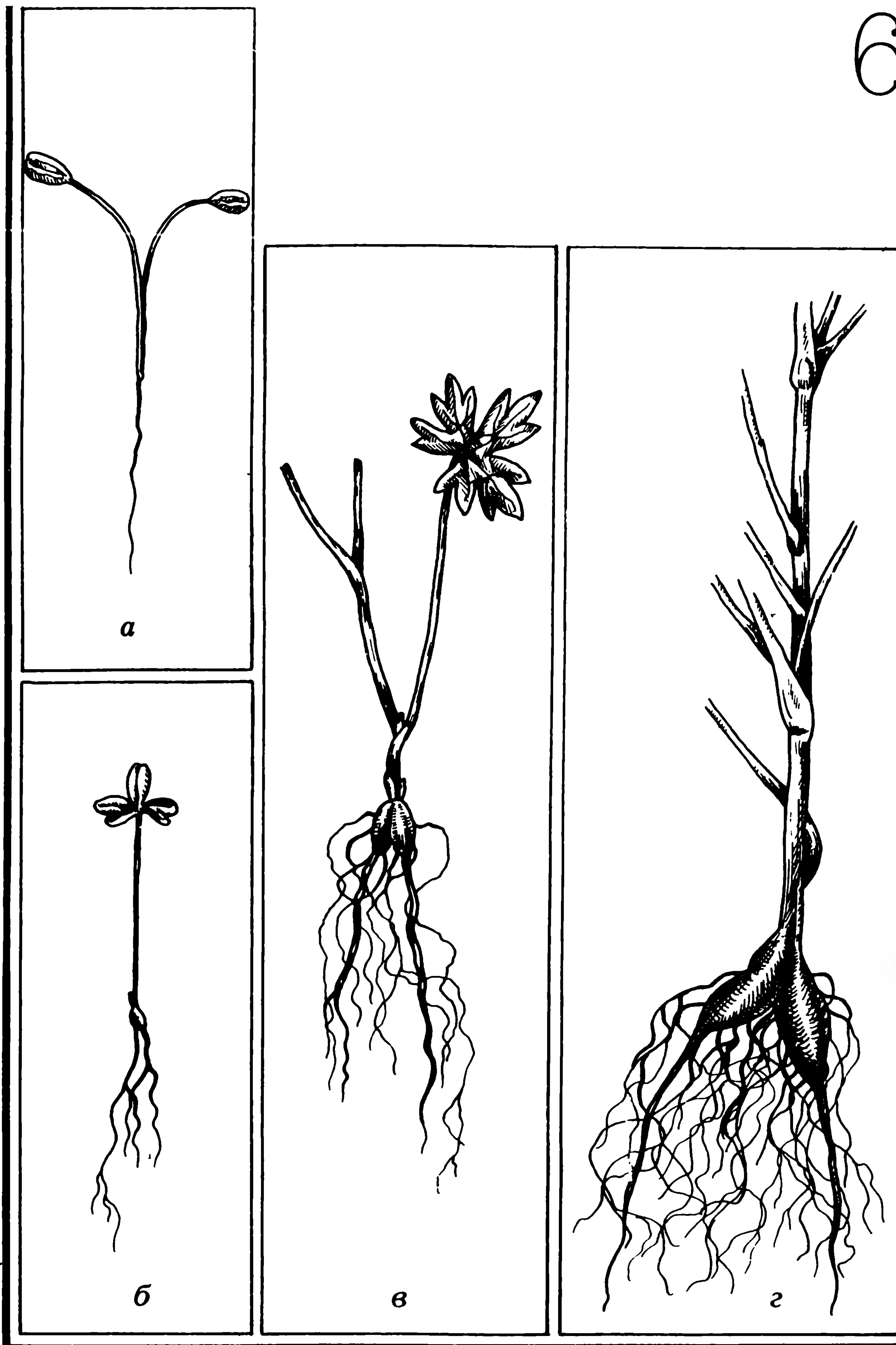


Рис. 6. Основные возрастные состояния Aconitum firmum:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в* – виргинильное растение, *г* – генеративное растение

блюдали в Карпатах, составляет 2—3 см, кроме того, на нижних узлах стебля иногда развиваются дочерние клубни. Эту же особенность у A.variegatum на территории Польши наблюдал Р.Марковский (Markowski, 1972), у A.sczukinii Turcz. и A.subvillosum Worosch. с Дальнего Востока и из Подмосковья — В.Н.Ворошилов (1965), Р.П.Барыкина и др. (1977а). Эти последних вида В.Н.Ворошилов даже предлагал выделить в самостоятельный ряд.

Виды секции Anthora; A.anthora, A.jacquinii — также двухклубневые, но отличаются тем, что черешки семядолей образуют трубку. Для многих видов секции Anthora также характерно длительное неопадение околоцветника. Срастание черешков семядольных листьев в трубку и неопадающий при плодах околоцветник наблюдаются такие у A.rotundifolium, и мы разделяем по поводу этого вида мнение В.Н.Ворошилова (1945), предложившего включить данный вид в состав секции Anthora. Морфологические признаки элементов цветка и листьев, а также соцветий в пределах данной биоморфогруппы разнообразны и во многих случаях изменчивы, причем у многих видов шлем невысокий, а шпорец короткий, головчатый или крючковатый. Наиболее примитивным цветком обладает двухклубневый A.polycarpum Wang, представляющий монотипную секцию Sinaconitum и произрастающий в Китае. Его лепестковидные нектарники совсем без шпорцев, плодолистиков 8—9. Низкий ладьевидный шлем и малоразвитые шпорцы характерны также для сибирско-монгольского A.biflorum и средне-центральноазиатского A.rotundifolium. Вторая биоморфогруппа в пределах подрода Aconitum образована видами секции Catenata, взрослые растения которых характеризуются, как и виды предыдущей группы, безрозеточной структурой побегов, однолетним циклом их развития и наличием подземных клубней. Существенное отличие видов Catenata заключается в том, что клубни многолетние, их на одном растении больше двух, и они образуют горизонтальную цепочку.

Автор секции Catenata Е.И.Штейнберг (Бобров и др., 1937) включила в состав этой секции виды, распространенные только на территории Средней Азии (A.nemorum, A.karakolicum Rapcs., A.soongaricum Stapf, A.talassicum M. Pop., A.transchelii Steinb., A.alatavicum Worosch.). Морфологические особенности подземных органов взрослых растений этих видов описал В.Н.Ворошилов (1975), впоследствии возраст-

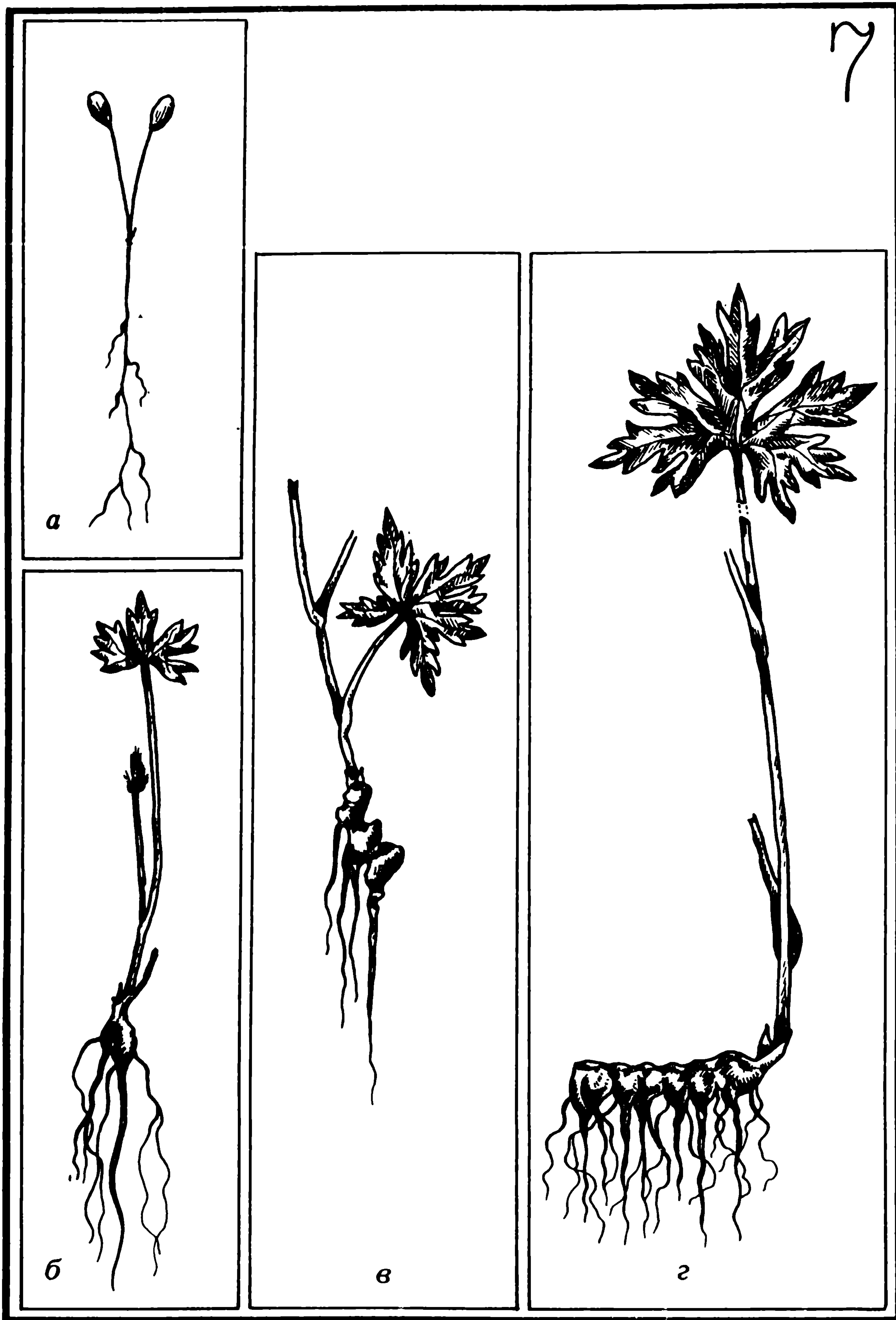


Рис. 7. Основные возрастные состояния Aconitum nasutum:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в* – виргинильное растение, *г* – генеративное растение

ные изменения жизненной формы у четырех из них рассмотрены О.И.Литвиненко (1977б, в).

Автор секции Catenata Е.И.Штейнберг не обратила внимания на характер подземных органов у кавказских видов A.nasutum, A.pubiceps, A.cymbulatum (Schmalh.) Lipsky и ввела их в ранг ряда Nasuta Steinb. в секцию Aconitum, состоящую из двухклубневых растений.

Изучение онтоморфогенеза A.nasutum показало наличие общих существенных признаков вегетативных органов у этого вида и вышеназванных видов секции Catenata. По данным наших наблюдений, A.nasutum, A.pubiceps, произрастающие на Кавказе, и A.nemorum — в горах Средней Азии, принадлежат к одной жизненной форме и должны быть отнесены в одну секцию (рис. 7). Морфологические особенности проростков и в значительной степени ювенильных растений видов этой группы, близки к рассмотренным у A.firmum и других видов с наличием двойных клубней. Так, они обладают округло-эллиптическими семядолями со свободными черешками, клубневидно вздутым гипокотилем и нитевидным первичным корешком. Образование второго клубня, отмирание главного корня и развитие придаточных корней наблюдаются на 2-й или 3-й годы. После этого ежегодно развивается по одному клубню и реализуется по одному надземному побегу розеточной структуры. Главный побег завершает свое развитие как моноподиальный открытый на 3-й или 4-й году. Последний годичный побег, входящий в его состав, имеет удлиненные междоузлия, а у основания несет один развитый лист и два мелких чешуевидных. Отличия A.nasutum и других цепочкоклубневых видов Aconitum от видов с двойными клубнями заключаются в том, что клубень прошлого года не отмирает ежегодно, а продолжает некоторое время оставаться живым, в результате чего мы наблюдали у молодых генеративных растений 6—8 клубней, у стареющих — 3—4.

Близка к этой жизненная форма, свойственная A.zeravschanicum из секции Aconitum. Ее возрастные изменения описала О.И.Литвиненко (1977а, 1981). Рассмотрены особенности побегообразования у этого вида на материале, собранном нами на Памиро-Алае (окрестности Анзобского перевала). Начальные этапы онтоморфогенеза A.zeravschanicum и A.nasutum протекают очень сходно: наблюдаются раннее отмирание главного открытого побега, безрозеточная структура их побегов, включая главный, наличие горизонтальных ко-

7 Рисунок

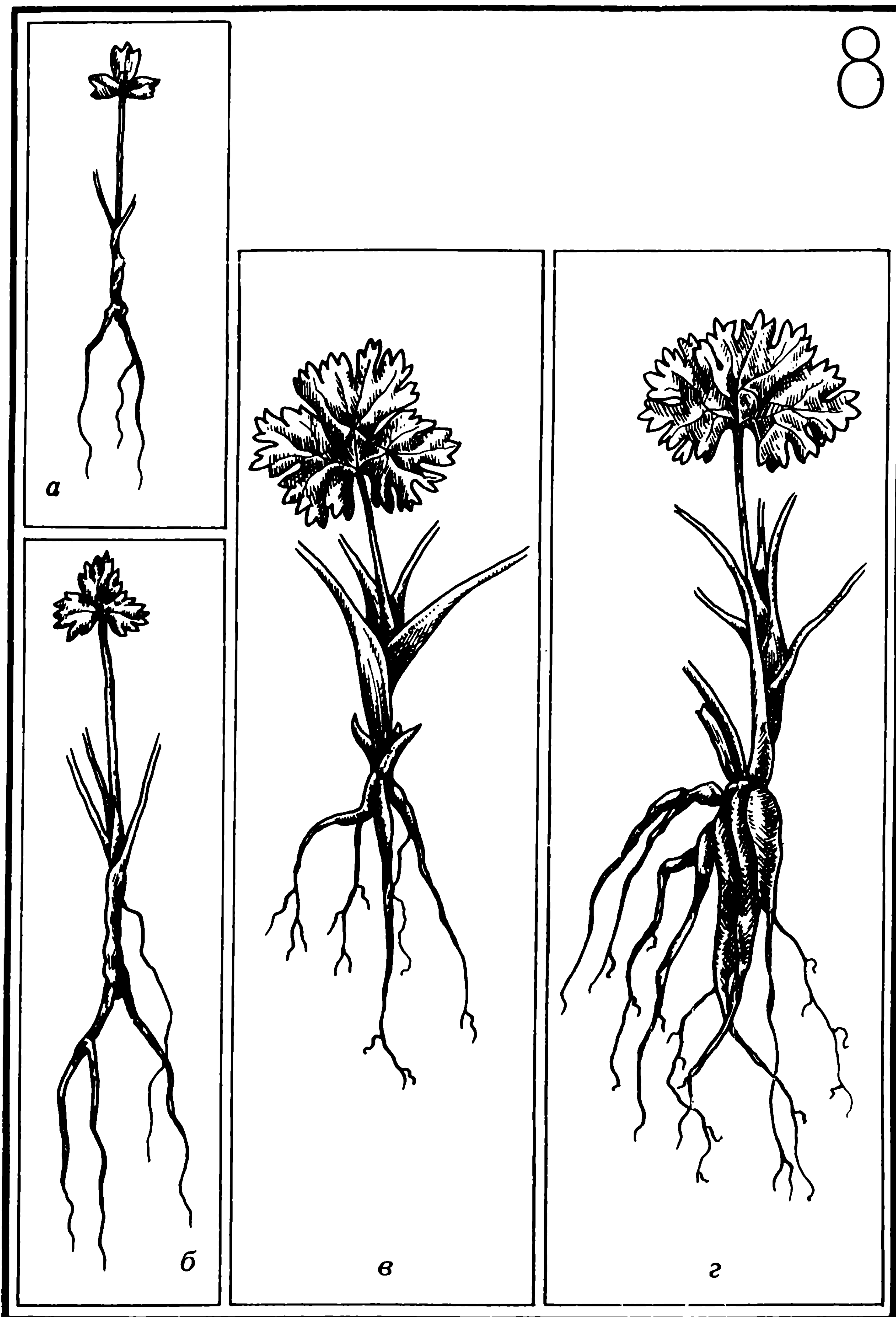


Рис. 8. Основные возрастные состояния Aconitum zeravschanicum:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в* – виргинильное растение, *г* – генеративное растение

roткиx корневищ и многолетних подземных клубней стеблекорневой природы. Отличия A.zeravschanicum от цепочкоклубневых видов Aconitum состоят в том, что его корневище спирально свернуто, клубни сближены в пучок и расположены почти в одной плоскости, надземные побеги часто не одиночные (рис. 8). Р.П.Барыкина и др. (1967б) выделяют из группы цепочкоклубневых видов A.saposchnikovii Fedtsch. и A.decipiens Worosch. et Anfalov, так как у них, по мнению авторов, клубни нечетко выражены, а направление роста корневища не горизонтальное, а восходящее. По поводу этих видов мы поддерживаем В.Н.Ворошилова (1945, 1975), включавшего A.saposchnikovii в состав A.nemorum и считавшего A.decipiens очень близким к последнему. Один из видов секции Aconitum — A.delavayi Franch. из Западного Китая, характеризуется, по данным нашего описания гербарных материалов Ботанического института (LE), безрозеточной структурой побегов, как и другие виды данной секции, но клубни округло-продолговатой формы одиночные. Этот вид требуется более детально изучить, но в настоящее время такой возможности нет. Таким образом, в пределах подрода Aconitum мы выделили 3 биоморфогруппы, всего в этом роде 5 биоморфогрупп с константными признаками побегов и корневых систем, соответствующих, по нашему мнению, уровню секций.

8 Рисунок

Род Delphinium L. включает около 300 видов, распространенных в Евразии, Африке, Северной и Центральной Америке.

Сведения о морфологии, географии и экологии его видов содержатся во многих флористических работах (Smith, 1913; Jones, Fuller, 1955; Polunin, 1959; Legris, 1963), а также в региональных обработках семейства Ranunculaceae (Hooker, 1875; Maximowicz, 1890; Franchet, 1893; Post, Dinsmore, 1932; Handel-Mazzetti, 1939; Staner, Leonard, 1951; Davis et al., 1964; Кемулариа-Натадзе, 1966; Keener, 1976b, Tamura, 1966). Известно также большое количество работ, специально посвященных роду Delphinium.

В первой системе Delphinium (DeCandolle, 1824) секции были сформированы с учетом жизненных форм (одно-, дву- или многолетники), а также некоторых особенностей цветка (количество нектарников и плодолистиков). При последующих разработках системы Delphinium (Spach, 1839; Prantl, 1847; Huth, 1895) обращалось внимание на морфоло-

гические особенности прицветников, элементов околоцветника, характер соцветий и семян. Особенно большое значение придавал Э.Гут окраске чашечки и венчика. В его системе род Delphinium состоит из подродов Eudelphinium Huth и Consolida Huth, в том числе подрод Eudelphimium включал секции Elatopsis Huth, Diedropetala Huth, Kolobopetala Huth, причем в секцию Kolobopetala помещены многолетние и однолетние виды, а секция Elatopsis гетероморфна. С.А.Невский (Бобров и др., 1937) при обработке рода Delphinium для флоры СССР использовал систему Э.Гута. Он описал с территории Советского Союза 15 новых видов и выделил 35 рядов на основании таких признаков, как размеры шпорцев, характер соцветий, опушение листьев, высота стеблей. И.Ивен (Ewan, 1942, 1945) описал у североамериканских Delphinium новую секцию Echinata Ewan и несколько рядов по морфологическим особенностям семян. Н.И.Малютин (1957, 1960, 1973) изучал в культуре около 15 лет 50 видов Delphinium из различных секций. Среди морфологических признаков рода данный автор выделил как наиболее стабильные и соответственно самые существенные: строение соцветий (метельчатые или кистевидные), особенности поверхности семян (гладкие или слабо морщинистые, а также крылатые). Автор использовал вышеупомянутые признаки при разделении многолетних видов Delphinium на 6 групп неопределенного таксономического ранга (Brevicalcarata, Paniculata, Racemosa, Squamosa, Semisquamosa, Grumosa). Опыты этого автора по гибридизации и применению мутагенов показали изменчивость многих признаков, традиционно применявшихся в систематике Delphinium (форма нектарников и стаминодиев, опушение плодов, строение листьев, высота стеблей). Эволюция рода Delphinium проходила, по мнению Н.И.Малютина, в направлении удлинения шпорцев, образования кистевидных (рацемоидных) соцветий, развития у семян приспособлений для распространения (чешуйки, крылья), а также развития специализированных побегов — клубней. Параллелизм развития сходных морфоструктур в неблизких группах видов обеспечивался, по Н.И.Малютину, сходными условиями в географически отдаленных частях общего ареала.

Еще одна разработка системы рода Delphinium принадлежит В.Вангу (Wang, 1962), который использовал такие признаки, как открытые или закрытые цветки, длина шпорцев

окраска стаминодиев, некоторые морфологические особенности листьев. В системе В.Ванга многолетние виды составляют подрод Delphinastrum Wang, однолетние виды — подрод Delphinium. Подрод Delphinastrum делится на секции Aconitoides Wang, Pogonanthus Wang, Elatopsis Huth, Delphinastrum, подрод Delphinium состоит из секций Delphinium, Staphisagria Huth и Anthriscifolia Huth. Кроме того, В.Ванг выделил 13 подсекций и 33 ряда, описал 35 новых видов, В филеме, отражающей взаимоотношения внутриродовых групп, многолетники рассматриваются В.Вангом как исходная группа для однолетников. Среди многолетних видов наиболее низкое положение занимает секция Aconitoides, наиболее высокое — секция Pogonanthus, а секция Delphinastrum считается производной от секции Anthriscifolia. Б.Павловский (Pawlowski, 1963, Chater et al., 1964) в своей обработке Delphinium для флоры Европы следовал основным положениям системы А.Декандоля (DeCandolle, 1824), а М.Тамура (Tamura, 1966) в обработке видов Delphinium во флоре Азии — системе В.Ванга. Л.М.Кемулариа-Натадзе (1966) предложила вариант части системы рода (для многолетних видов) из двух секций, Delphinium Kem.-Nath.-Elatopsis и Diedropetala. Она, как и Э.Гут, придавала в диагностике Delphinium большое значение морфологии стаминодиев, а выводы по филогении кавказских групп этого рода строила на основе эколого-географического анализа. Одна из наиболее полных сводок по морфологии, экологии и географии видов Delphinium во флорах Азии и Африки принадлежит Н.Манцу (Munz, 1967a, b, 1968a, c). По особенностям опушения и формы лепестков, а также с учетом формы листьев им выделено 10 групп, носящих искусственный характер и не являющихся таксономическими.

Наличие взаимопереходов и параллелизмов в развитии околоцветника Delphinium показало исследование профильного изображения морфоструктур околоцветника 230 видов, проведенное Б.А.Трусовым (1975).

Единой системы рода Delphinium, отражающей филогенетические связи входящих в его состав групп видов, нет, а наиболее приемлемой для сравнительно-морфологического анализа является система В.Ванга с дополнениями М.Тамуры (Tamura, 1966). Мы, изучая жизненные формы взрослых растений Delphinium (Зиман, 1977б), обратили внимание на константность морфологических признаков побегов и корневых

систем, что дало основание сопоставить морфологические осо бенности вегетативных и генеративных органов. С этой цельк мы пересмотрели гербарные образцы почти 300 видов, а так же изучили все литературные источники. В природе мы собра ли материал по 12 видам, в том числе рассмотрели возраст ные стадии 7 видов: D.cuneatum Stev., D.sergii Vissjul., D.pal lasii Nevski — на Украине (Сумская обл., заповедник "Михай ловская целина", Донецкая обл., горный Крым), D.freyni Konrath, D.bracteosum Somm. et Lev. — на Кавказе (окрест ности Бакуриани), D.oreophilum Huth. — в Средней Азии (Ан зобский перевал), D.laxiflorum DC. — на Алтае (Семински перевал). На опытном участке в Феофании изучены сезонны ритмы D.cuneatum и D.pallasii, в Донецком ботаническо саду — D.sergii.

Цветки Delphinium характеризуются, как и цветки Aconi tum, зигоморфным околоцветником — 5-членной чашечко из крупных ярких листочков, двух нектарников и двух ст минодиев. Верхний чашелистик образует шпорец, шпорц образными являются также лепестковидные нектарники. Ты чинки многочисленные, расположенные по спирали, 3—7 мно госеменных плодолистиков, плоды — листовки. Эволюцио ные тенденции цветка Delphinium, судя по литературны данным, заключались в приспособительном к длиннохобо ным насекомым удлинении шпорца, а также в уменьшени и стабилизации числа плодолистиков. Эти трансформаци происходили, по-видимому, параллельно в неблизких гру пах видов рода. В.Ванг (Wang, 1962) и Н.И.Малютин (1973 считали, что в основе системы рода Delphinium должна нахо диться секция Aconitoides, состоящая, по их данным, из мн голетних видов с полузакрытыми короткошпорцевым цветками.

Наш просмотр гербария и знакомство с литературой п казали гетероморфность данной секции — в нее входят к виды с коротким шпорцем (D.aconitiodes Chen, D.mai Ulbr.), так и виды (D.trichophorum Franch., D.wrigtii Che со шпорцем длиной 15—25 мм. Кроме того, у всех видов се ции Aconitoides в цветках по три плодолистика, и это пр двинутый признак.

Несколько видов секции Elatopsis — эндемики Кавка D.caucasicum, D.foetidum Lomak. ряда Foetida Nevski и восто ноазиатско-среднеазиатский D.brunonianum из ряда М chata Nevski находятся, по нашему мнению, на более низк

уровне эволюционного развития — их цветки с длиной шпорцев около 5—10 мм и содержат три — семь плодолистиков. Коротконшпорцевыми цветками обладают также виды Delphinium из других секций, произрастающие на разных континентах. Так, цветки с короткими шпорцами характерны для многолетних африканских D.pentagynum Lam., D.dasycaulon Fresen из секции Elatopsis. Цветки первого вида содержат 5 плодолистиков, а второй вид дизъюнктивно произрастает на Деканском плато Индостана, а также в Центральной, частично Юго-Восточной Африке (Hedberg, 1957). Этот вид, судя по эколого-географическим особенностям, является третичным реликтом, а его ареал подтверждает генетические связи высокогорных флор Азии и Африки. Короткошпорцевые многолетние виды (D.carolinianum Walt., D.scopulorum Greene, D.californicum) произрастают и в Северной Америке. Цветки второго вида содержат, кроме того, 4—5 плодолистиков, а 3-й вид считается (Munz, 1959; Stebbins, Major, 1965) реликтовым эндемиком Калифорнии. Среди 1—2-летников также есть виды с примитивными цветками — короткошпорцевый D.staphisagria L. и обладающий неопределенным количеством плодолистиков D.anthriscifolia Hance. D.syncarpum Freyn et Stapf из секции Delphinium отличается уникальным в пределах данного рода срастанием оснований плодолистиков. Вместе с тем почти все секции обоих подродов содержат виды с продвинутыми признаками цветка (длинные шпорцы, определенное число плодолистиков). Соцветия Delphinium рацемоидные, ботриоидного типа, или метельчатые, т.е. цимоидные. Мы обратили внимание на вариабельность формы соцветий Delphinium, в том числе в пределах одного вида, в связи с чем нельзя считать этот признак эволюционно значимым. Среди видов Delphinium встречаются также одноцветковые растения, приуроченные преимущественно к экстремальным условиям высокогорий, что дает основание рассматривать этот признак в исследуемом роде как специализированный. Листья у видов Delphinium простые пальчато рассеченные, иногда встречаются тройчато рассеченные или раздельные листья. Для них характерны наличие длинных черешков и очередное расположение по стеблю. Форма, размеры и характер расчленения листьев на сегменты у Delphinium очень изменчивы на секционном, видовом, а также внутривидовом уровнях, поэтому данный признак также малозначим в эволюционном отношении. Для всех

просмотренных в природе видов Delphinium характерны надземное прорастание, продолговато-эллиптическая форма семядольных листьев и тройчатолопастная форма первого листа.

Пыльцевые зерна Delphinium по своим морфологическим особенностям относятся к одному типу (эллипсоидальные трехбороздные с бугристыми мембранами борозд и перфорированной поверхностью мезокольпиумов —Иванова,1947; Савицкий, 1978, 1982; Петров, Борисова-Иванова, 1980). М.Кумазава (Kumazawa, 1936) обратил внимание на морфологические различия пыльцевых зерен многолетних и однолетних видов Delphinium, имеющих различный характер мембран. Отличаются многолетние и однолетние виды Delphinium также по морфологическим особенностям кариотипов (Левитский, 1931; Lewis et al., 1951; Болховитских и др., 1969), а полиплоидия развита в обоих подродах.

Значительные отличия между многолетниками и однолетниками показали анатомические исследования черешка листьев Delphinium (Трифонова, 1974, 1977 и др.) — у многолетников черешки радиального типа, с 8—18 проводящими пучками и межпучковыми тяжами, у однолетников — дорсивентральные, с семью пучками и без тяжей. Различий по характеру устьиц нет (Decamps, 1976).

Н.И.Малютин (1967) и П.Манц (Munz, 1967a, 1968a, b) обратили внимание на наличие у некоторых видов Delphinium побеговых клубней, а В.Н.Димитрова (1969, 1970, 1971) использовала этот признак для описания нового подрода Oligophyllon Dimitr., секции которого (Oligophyllon и Xerophyllon Dimitr.) отличаются особенностями клубней. Тем не менее данные по морфологии проростков и ювенильных растений Delphinium (Sterkx et al., 1897; Ramaley, 1900; Малютин, 1957, 1960; Tamura et al., 1977; Muller, 1978), а также данные о биоморфоструктурах взрослых растений этого рода (Голубев, 1957, 1978) относятся к небольшому количеству видов и не дают представления о составе и особенностях формирования жизненных форм в пределах рода.

Мы описали в пределах рода Delphinium в результате изучения в природе 12 видов, а также пересмотра гербарных материалов 3 биоморфогруппы. К первой группе относится свыше 100 видов многолетников из подрода Delphinium секций Elatopsis, Kolobopetala, Aconitoides, Pogonanthus, часто перекрывающих друг друга. Формирование биоморфоструктуры в первой группе видов мы изучали на примере D.c

neatum, A.oreophilum, D.lactiflorum, D.bracteosum. Все побеги их характеризуются многолетним циклом развития, и наблюдается возрастной переход от розеточных моноподиальных побегов к полурозеточным побегам с симподиальным возобновлением и нарастанием (рис. 9).

Рисунок 9

У проростков эпикотиль неразвит, гипокотиль короткий и тонкий (длиной 1—2 мм, диаметром 2—3 мм), пластинки семядолей эллиптически-продолговатой формы, их черешки свободные, корешок нитевидный. В первый же год развивается первый настоящий лист с трехлопастной пластинкой диаметром около 10 мм и черешком длиной 2—4 см. У ювенильных растений годичные побеги укороченные (длиной 2—5 мм), сначала однолистные, через 2 или 3 года несущие 3—7 листьев, пальчато рассеченных, с пластинкой диаметром 2—10 см.

Многолетняя побеговая часть взрослых растений представляет собой одревесневающий каудекс с длиной ветвей 1—5 см и ортотропным направлением их роста. Чаще всего ветви каудекса почти полностью погружены в почву, реже находятся над ее уровнем, и тогда наблюдается тенденция к образованию полукустарничковой жизненной формы (D.mongolicum Jurtz.). Придаточные корни развиваются в базальной части побегов в первые же годы, но в большинстве случаев это не сопровождается отмиранием главного корня. Поэтому партикуляция почти никогда не бывает полной и не приводит к вегетативному размножению. Часть видов данной группы отличается тенденцией к образованию одиночных побегов, низкостебельности, редукции соцветий, иногда до одиночного цветка (D.bonvalotii Franch., D.forrestei Diels, D.lacostei Dangle, D.oxysepala Pax et Borb.).

В эту группу следует включить также несколько видов из секции Diedropetala (D.lipskyi Korsch., D.batalinii Huth.) — эндемиков Средней Азии, представляющие моно- или олиготипные ряды, для которых характерны полурозеточные поликлические побеги и придаточная корневая система из многолетных веретеновидных утолщенных, более или менее распростертых корней. Большинство видов данной биоморфогруппы является сциогелиофитами-мезофитами, произрастают в среднем горном поясе или на равнине, некоторые виды приурочены к ксерофитным местообитаниям среднегорья, есть также ультраореофиты. Общий ареал этой группы видов соответствует ареалу рода Delphinium, а наибольшее количе-

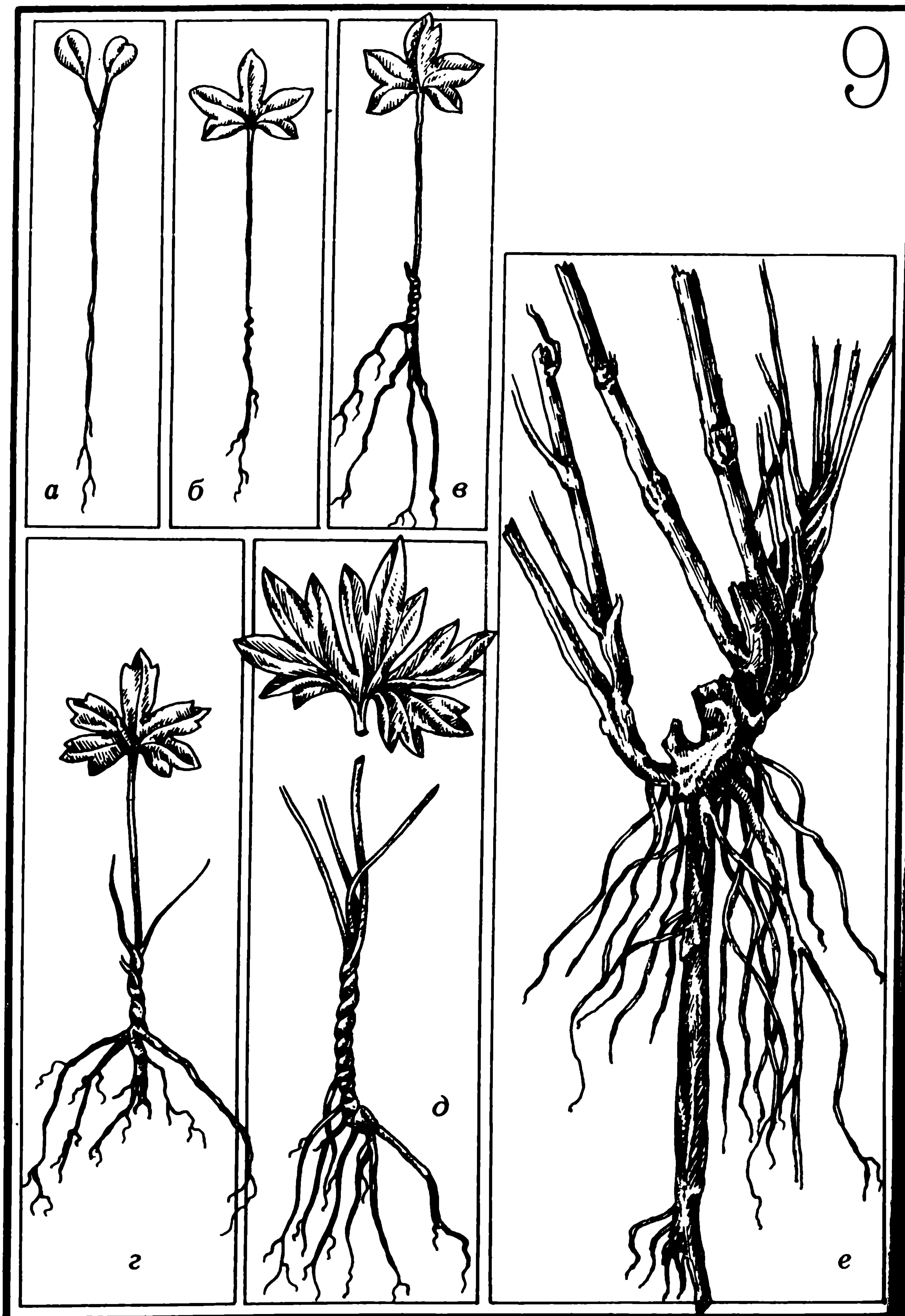


Рис. 9. Основные возрастные состояния Delphinium cuneatum:
а – проросток, *б, в* – ювенильные растения, *г, д* – виргинильные растения, *е* – г-
нherативное растение

ство видов сосредоточено в Восточной Азии, заметные количества видов (несколько рядов) произрастают в горах Кавказа и Средней Азии, несколько видов встречается в Европе, Африке и Северной Америке.

Вторая биоморфогруппа представлена безрозеточными клубнекорневищными травянистыми поликарпиками из секции Diedropetala, а также подрода Oligophyllon, для которых характерны клубнеобразное утолщение базальных частей побегов и раннее отмирание системы главного корня. Моделями для изучения побегообразования в этой группе видов были D.pallasii, D.sergii и D.freynii. Наиболее существенные отличия жизненной формы этих видов от рассмотренной у видов предыдущей группы заключались в редукции розеточной фазы побегов и сокращении длительности их развития. Проростки безэпикотильные, гипокотиль диаметром около 2–3 мм, короткий. Семядоли округло-эллиптической формы со сросшимися в трубку черешками длиной 15—30 мм, корешок тонкий. Первый лист разворачивается через две или три недели после выхода на поверхность почвы семядольных листьев, он тройчатолопастный, с цельными сегментами. Ювенильные растения ряд лет находятся в фазе однолистного побега, моноподиально нарастающего и укороченного. Их листья обладают пальчато рассеченной или пальчато-раздельной пластинкой из 5—9 сегментов диаметром от 10—30 мм до 10—15 см и черешком длиной 3—25 см. Главный побег через несколько лет завершает свое развитие как открытый, т.е. реализует верхушечную почку в безрозеточный вегетативный побег, а побеги следующих порядков развиваются 10 ежегодно и возобновляются симподиально (рис. 10). Много- *Рисунок* летняя подземная побеговая часть ювенильных растений имеет вид клубнекорневища неправильной формы, книзу более или менее расширенного, диаметром от 3—5 до 15—30 мм, в образовании которого, кроме оснований годичных побегов, принимают также участие придаточные корни. Главный корень отмирает на 2-й год, среди придаточных корней преобладают эфемерные тонкие (диаметром меньше 1 мм). Взрослые растения большинства видов данной биоморфогруппы однопобеговые, но в ряде случаев наблюдается одновременное раскрывание двух или трех почек, а также ветвление клубнекорневища и деление его на части. У исследованных в природе безрозеточных многолетних видов в начале вегетационного периода иногда развивается эфемерная

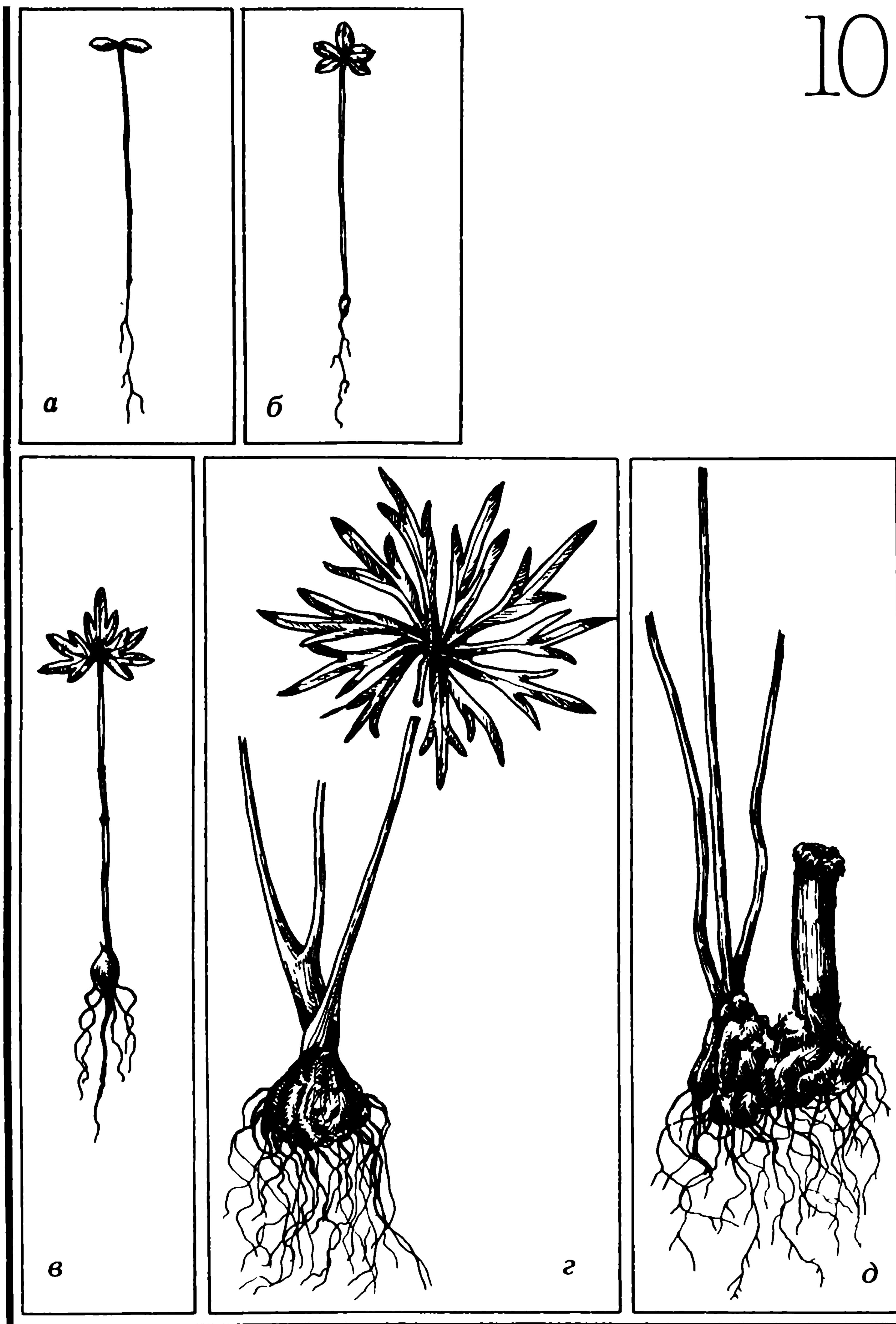


Рис. 10. Основные возрастные состояния Delphinium sergii:
а – проросток; *б* – ювенильное растение, *в* – виргинильное растение, *г*, *д* – гене-
ративные растения

прикорневая розетка листьев — как у ювенильных, так и у взрослых, в том числе генеративных растений, что свидетельствует о производном характере безрозеточных побегов в данной группе видов. Заслуживает внимания североамериканский (из штатов Калифорния и Невада) вид D.decorum F. et M., у которого на горизонтально распростертых придаточных корнях образуются корневые отпрыски. Все виды, относящиеся к биоморфогруппе клубневых безрозеточных травянистых поликарпиков, являются гелиофитами-ксерофитами, так как произрастают на открытых более или менее сухих участках в горах и на равнине, и эфемероидный характер надземной части побегов, а также срастание черешков семядольных листьев связаны, по-видимому, с экологическими особенностями видов.

Третья биоморфогруппа состоит из однолетников с полурозеточными побегами и стержневой корневой системой, относящихся к трем секциям подрода Delphinium. У видов секции Staphisagria (D.staphisagria L. и др.), распространенных в Средиземноморской области (Южная Европа, Малая Азия, Северная Африка), лесных местообитаниях низкогорья, околоцветник наиболее примитивный в пределах всего рода Delphinium (почти актиноморфный, с чашелистиками близких размеров, мешковидным шпорцем длиной около 2—4 мм), но плодолистиков 3. Листья с пластинкой из широких цельных сегментов, надземные побеги простые или ветвистые, во время цветения безрозеточные. У видов секции Anthriscifolia (D.anthriscifolium, D.kweichowense), дизъюнктивно произрастающих в Восточном, Центральном и Юго-Восточном Китае, околоцветник характеризуется более продвинутыми чертами (состоит из явно неодинаковых чашелистиков, шпорцы длиной 7—20 мм), плодолистиков 3—5. Прикорневая розетка из тройчатоперистых листьев хорошо развита. Виды секции Delphinium (D.nanum DC., D.peregrinum, D.cinereum Boiss., D.syncarpum), произрастающие в сухих и открытых местообитаниях Средиземноморья (Южная Европа, Малая и Передняя Азия, Северная Африка), обладают цветками с длинными шпорцами и постоянным числом плодолистиков, полурозеточная структура побегов хорошо выражена, а листья многократно рассечены на линейные сегменты.

Географический анализ Delphinium показал участие его видов во флорах 11 областей и почти 70 провинций земного

шара. Наибольшие количества видов сосредоточены в гора Сикано-Юньнани и Восточных Гималаев (более 100 видов, из них около 70 эндемичных). Род Consolida S.F.Gray включае около 40 видов, распространенных в Средней и Южной Ев ропе, Малой и Передней Азии, Северной Африке. Однолетни виды Delphinium с одним плодолистиком и сросшимися ле пестковидными нектарниками были выделены (DeCandolle 1818) в секцию Consolida, которая позднее (Gray, 1824) бы ла возведена в ранг рода. Впоследствии часть авторо (Prantl, 1887; Lotsy, 1911; Бобров и др., 1937; Gregory 1941; Abrams, 1944; Chowdhuri et al., 1958) продолжал включать виды Consolida в род Delphinium, в то время ка другие авторы (Wang, 1962; Davis et al., 1965; Кемулари Натадзе, 1966; Tamura, 1966; Munz, 1967a, b). рассматрива ли эту группу видов как самостоятельный род.

Цветки Consolida обладают, как и цветки других пред ставителей трибы Delphineae, зигоморфным околоцветником со шпорцами и многосеменными плодолистиками. В отличи от видов Delphinium, у видов Consolida нет стаминодиев, ле пестковидный нектарник один, трехлопастный, образова исходно двумя сросшимися листочками, гинецей одночлен ный. По признакам жизненной формы виды Consolida очен близки к однолетним видам Delphinium и представляют со бой, как и последние, однолетники с полурозеточными по бегами и стержневой корневой системой, дважды или триж ды тройчато рассеченными на ланцетные или линейные сег менты листьями. Виды Consolida близки к однолетним ви дам Delphinium по кариологическим особенностям (Трифо нова, 1974), а также по анатомическим особенностям череш ков листьев (Tamura, 1963, Трифонова, 1977). По морфо логии пыльцевых зерен виды Consolida близки к многолет ним видам Delphinium (трехбороздные эллипсоидальные с бугристыми мембранами и перфорированной поверхность мезокольпиумов — Савицкий, 1978, 1982), но отличаются о однолетних видов Delphinium, которые относятся (Петров Борисова-Иванова, 1980a) к многобороздному палинотипу

Род Aconitella Spach также выделен из состава Delphi nium (Spach, 1839), впоследствии повторно описан как ро Aconitopsis Kem.-Nath. Статус Aconitella и ее положение трибе Delphineae спорные, поэтому в последние годы бы проведен ряд детальных исследований видов, в том числ рассмотрены некоторые кариологические и анатомически

особенности (Трифонова, 1974, 1977; Гагнидзе, Захарьева, 1977). Aconitella включает 10 видов (A.aconiti (L.) Sojak, A.saccata (Huth) Sojak), распространенных в пяти провинциях Ирано-Туранской области, а также двух прилегающих провинциях Циркумбореальной и Средиземноморской областей и произрастающих в открытых сухих местообитаниях. Цветки Aconitella сочетают в себе признаки родов Aconitum (5-членная чашечка с верхним листочком шлемовидной формы и улиткообразно загнутый шпорец нектарника) и Consolida (один лепестковидный нектарник из двух сросшихся листочков, отсутствие стаминодиев, одночленный гинецей). По признакам жизненной формы виды Aconitella близки к видам подрода Delphinium (однолетники с полурозеточными побегами и стержневой корневой системой, дважды или трижды рассеченными листьями). Близки виды Aconitella и Delphinium также по морфологии пыльцевых зерен и анатомическим особенностям черешков листьев. Данные по кариологии видов Aconitella не охватывают всей группы и противоречивы.

Подсемейство Isopyroideae Tam.

Триба Isopyreae Benth. et Hook.

Общими чертами родов, входящих в трибу Isopyreae, являются кариотип из мелких хромосом Т-типа с основным числом x = 7 (Левитский, 1934; Gregory, 1941; Болховских и др., 1969), трехбороздные пыльцевые зерна близкой морфологии (Kumazawa, 1936; Савицкий, 1982), радиальный тип черешков листьев с трехлакунными следами (Tamura, 1964; Decamps, 1974, 1976). Многосеменные плоды — листовки. Межродовые, иногда межвидовые различия по морфологическим признакам цветка, плодов и вегетативных органов существенны.

Триба Isopyreae в трактовке М.Тамуры (Tamura, 1968) включает две подтрибы.

Подтриба Aquileginae Tam.

Выделена М.Тамурой и состоит из родов Aquilegia, Semiaquilegia и Urophysa, для которых, кроме пентамерного околоцветника из плоских чашелистиков и трубчатых лепестков, характерно наличие круга мелких стаминодиев между андроцеем и гинецеем.

Род Aquilegia насчитывает в своем составе около 80 ви-дов, распространенных в умеренной зоне Евразии, Северно и частично Центральной Америке, сведения о которых содер-жатся в ряде флористических работ (Davis, 1900; Abrams 1944; Chater et al., 1964; Ohwi, 1965, Красноборов, 1976 и др.).

Критико-систематические исследования рода Aquilegi проводили Р.Рапойч (Rapaics, 1910), Э.Пейсон (Payson 1918), И.Клаузен и др. (Clausen et al., 1940), а наиболее пол ная сводка по морфологии, экологии и географии этого ро да принадлежит П.Манцу (Munz, 1946), который, однако воздержался от предложений по систематике Aquilegia Вопросами систематики и филогении Aquilegia занимались также А.А.Булавкина (Бобров и др., 1937), М.Скалинска (Skalinska, 1940, 1964), В.Грант (Grant, 1952), П.Шарфет тер (Scharfetter, 1953), В.Празмо (Prazmo, 1965), Р.В.Кам лин (1973). Тем не менее общепринятая система ро Aquilegia до настоящего времени отсутствует. Данные п биоморфологии Aquilegia в литературе фрагментарн (Clark, 1905; Csapody, 1968; Tamura et al., 1977; Muller, 1978 морфогенез вегетативных органов описан только у одно вида, A.vulgaris L. (Игнатьева, 1964). Мы изучали в природ с выделением возрастных стадий, 9 видов Aquilegia: A.vu garis, A.transsilvanica Schur — на Украине — Карпаты, Кры Черниговская обл., A.glandulosa Fisch., A.sibirica Lam. на Алтае, A.caucasica Bieb., A.olympica Boiss. — на Кавка A.lactiflora Kar. et Kir., A.vicaria Nevski — на Памиро-Ал A.atrovinosa M.Pop. — на Северном Тянь-Шане (окрестнос Алма-Атинского заповедника), кроме того, пересмотрели доступных нам гербарных коллекциях мировой флоры ма риалы по 70 видам. Все виды Aquilegia, согласно нашим д ным, опубликованным ранее (Зиман, 1977б), относятся одной жизненной форме и представляют собой травянист поликарпики с симподиальными полурозеточными многол ними побегами, стержневой корневой системой и дваж или трижды тройчатосложными листьями.

Виды Aquilegia, онтоморфогенез которых мы изучали различных условиях (высокогорье и равнины, влажные сухие, полутенистые и открытые местообитания) и разл ных географических пунктах, относятся к одному биомор типу, характеризующемуся общей схемой возрастных менений вегетативных органов. Так, у A.atrovinosa и дру

видов пластинки семядольных листьев у проростков округло-эллиптические, с мелкой выемкой на верхушке, черешки длиной 1—3 см, корешок нитевидный. Эпикотиль неразвит, гипокотиль короткий, первый лист с тройчато рассеченной пластинкой из крупнозубчатых ромбических сегментов и длинным черешком (рис. 11). 11 *Рисунок*

У ювенильных растений главный побег состоит из моноподиально сочлененных годичных укороченных побегов, постепенно погружающихся в почву. Первые несколько лет они однолистные, впоследствии несут 3—5 розеточных листьев усложняющейся формы (от тройчато раздельной до трижды тройчатосложной). Главный корень сбежистый, в верхней части утолщенный, с возрастом становится более мощным. Боковых корней много, часть из них скелетные. Главный побег становится удлиненным только на последней стадии своего развития, т.е. реализуясь в генеративный, он развивает облиственный стебель и верхушечное цимоидное соцветие, сохраняя во время цветения прикорневую розетку листьев. После отмирания генеративной части главного побега растения переходят к симподиальному возобновлению, при этом чаще всего раскрывается одновременно несколько почек возобновления, каудекс ветвится и его базальная часть у взрослых растений погружена на 2—5 см. Главный корень сохраняется на протяжении всей жизни растения, он массивный (диаметром у основания 25—35 мм), проникает в почву не глубже 0,5 м, с возрастом партикулирует. Цветение у A.atrovinosa позднелетнее, вегетация длительная, развивается две генерации листьев.

Группы видов, выделенные нами в пределах рода Aquilegia (Зиман, 1977б), отличаются особенностями надземных побегов (высокостебельные или низкостебельные, одиночные или образующие в результате ветвления каудекса широкий куст, много- или одноцветковые) и корневых систем (главный корень сбежистый, клубневидно утолщенный). Так, A.glandulosa отличается малоцветковыми генеративными побегами и клубневидно утолщенным главным корнем уже у однолистных ювенильных растений, погружением оснований побегов до 5 см, для A.lactiflora характерно формирование прикорневой розетки из трех листьев еще до отмирания семядолей. У генеративных растений этого вида наблюдается одновременное развитие около 20 побегов, у A.caucasica их, наоборот, не больше 3. Цветки Aquilegia характери-

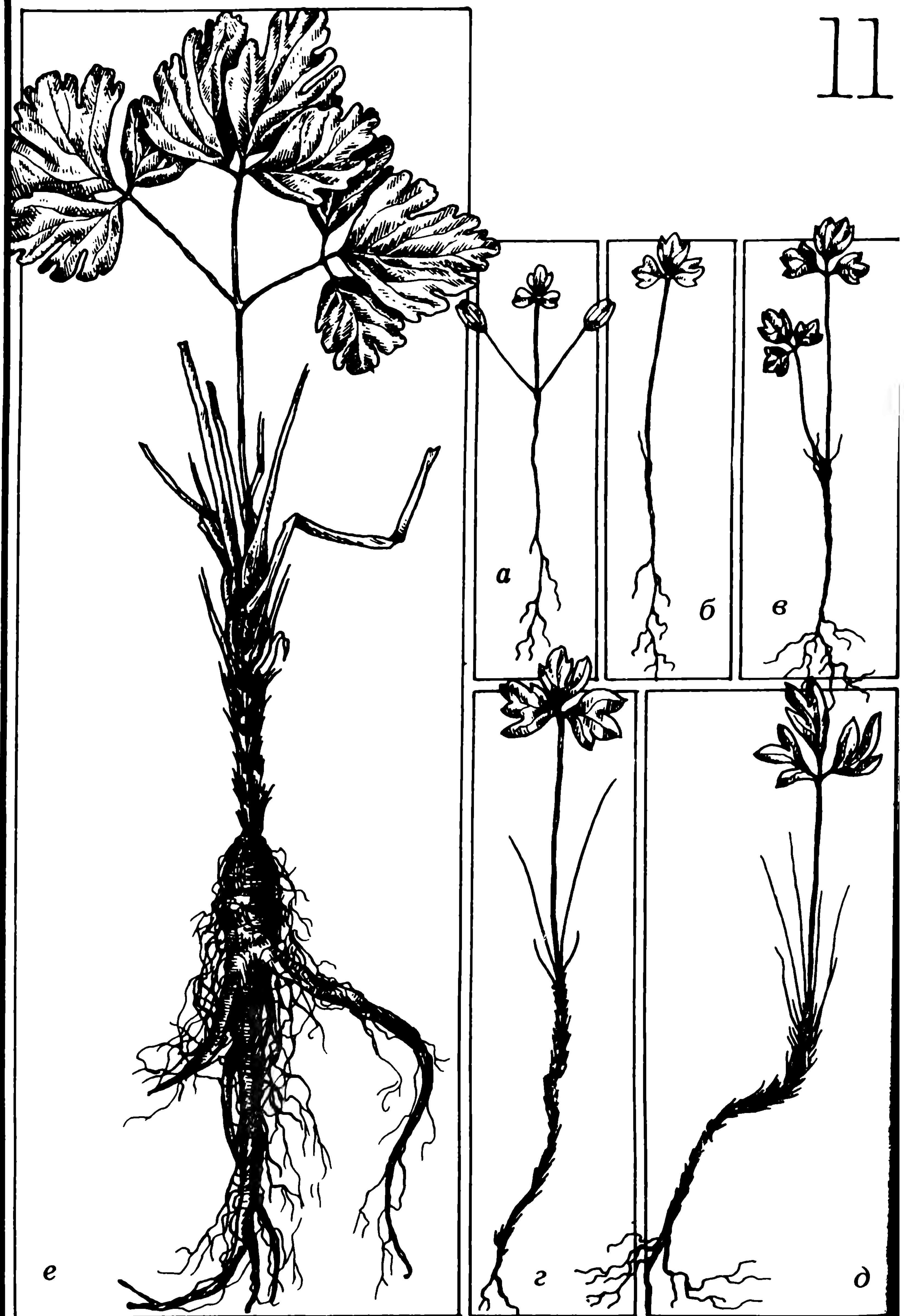


Рис. 11. Основные возрастные состояния Aquilegia atrovinosa:
а – проросток, *б, в* – ювенильные растения, *г, д* – виргинильные растения, *е* – генеративное растение

зуются циклическим расположением элементов, двойной околоцветник ярко окрашен, из крупных чашелистиков и еще более крупных лепестковидных нектарников со шпорцеобразными выростами, тычинки многочисленные с тонкими нитями, плодолистиков 3—15, с остающимися при плодах длинными столбиками. Их основной эволюционной тенденцией было, по мнению исследователей данного рода, увеличение размеров шпорцев и усложнение их формы. Межвидовые различия Aquilegia заключаются преимущественно в форме, размерах и окраске элементов околоцветника, а также морфологических особенностях плодов, в меньшей степени листьев, причем эти признаки чаще всего вариабельны и характеризуются взаимопереходами.

Виды рода Aquilegia характеризуются общим кариотипом с основным числом x = 7 и высокой степенью гомологии хромосомных наборов (Clausen et al., 1940; Gregory, 1941; Grant, 1952; Skalinska, 1964; Prazmo, 1965). Полиплоидия встречается редко, зато преимущественное большинство видов Aquilegia способны к гибридизации. Гибриды между многими видами фертильны, и это послужило (Clausen et al., 1940) основанием для предположения о том, что данный род в настоящее время находится в юношеском эволюционном состоянии. Наиболее примитивным и древним видом Aquilegia считается (Rapaics, 1910; Skalinska, 1964; Prazmo, 1965) A.ecalcarata Maxim, эндемичный для запада Восточноазиатской области (провинции Сычуань, Ганьсу) и произрастающий в тенистых мшистых лесах и на лугах на высоте 3,5—4 тыс. м. Для него характерны очень короткие (длиной 1–2 мм) мешковидные шпорцы. Близкими к этому виду считаются A.parviflora Ledeb. и A.glandulosa, распространенные в опушечно-лесных и высокогорно-луговых местообитаниях Сибири и Дальнего Востока. Наибольшее количество видов Aquilegia сосредоточено в настоящее время в горах Центральной (Альпы) и Южной (Апеннины, Пиренеи) Европы, а также Северной Америки (Скалистые горы). По П.Шарфеттеру (Scharfetter, 1953), виды Aquilegia первично развивались на востоке Азии, впоследствии распространились в Европу и Северную Америку по горным хребтам, причем A.vulgaris, характеризующаяся полиморфизмом и очень широким евразиатским ареалом, прошла в постгляциале большую вспышку формообразования, а отделившиеся от нее виды (A.sibirica, A.olympica) не имеют экологической приуроченности.

О внутриродовых связях Aquilegia можно судить в определенной степени по результатам исследований В.Празмо (Prazmo, 1965), который, скрещивая A.ecalcarata с другими видами, по степени жизнеспособности полученных семян установил, что ближе всего к этому виду находится высокогорный европейский комплекс A.alpina, а также евразиатский комплекс A.vulgaris с широкой экологической амплитудой. Виды Aquilegia, образующие комплекс A.alpina, в настоящее время образуют гигрофитную (A.atrata Koch) и ксерофитную (A.pyrenaica DC.) экологические группы, но строение цветка и признаки жизненных форм их очень близки. Североамериканские комплексы A.canadensis L. и A.coerulea James, наоборот, далеки от A.ecalcarata и, должно быть, связаны по происхождению с комплексом A.vulgaris. A.canadensis и др. предпочитают влажно-тенистые местообитания, их цветки обладают короткими шпорцами и опыляются птицами, A.coerulea приурочены к сухим и открытым местам, их цветки длинношпорцевые и опыляются бабочками. Экспериментальное изучение популяций A.formosa Fisch. из комплекса A.canadensis, а также A.pubescens Covila из комплекса A.coerulea показало (Chase, Raven, 1975), что в настоящее время морфологические различия цветков и различия в опылителях вышеназванных видов менее существенны, чем их экологическая дифференциация.

Semiaquilegia — олиготипный род, состоящий из A.adoxodoides Makino и S.manschurica Kom., дизъюнктивно распространенных в горно-лесных местообитаниях Сикано-Юньнаньской, Маньчжурской и Японо-Корейской провинции Восточноазиатской области. Виды Semiaquilegia, судя по гербарию (пересмотренные нами в коллекциях БИНа (LE) образцы S.adoxodoides № 12, сборы Л.Саватье (Savatier), № 1724, сборы У.Фаура (Faura), № 1893, сборы А.Стьюарда (Steward, № 1193, сборы Ф.Форбес (Forbes)), представляют собой травянистые поликарпики с полурозеточными многолетними симподиальными побегами, основа которых погружена в почву и клубневидно утолщена, корневой системой из придаточных корней, тройчато рассеченными или дважды тройчатосложными листьями. Цветки с двойным околоцветником, лепестки его мелкие (длиной 5—7 мм) с небольшими мешковидными выростами у основания.

Род Urophysa — монотипный, из U.henryi Ulbr., выделен из состава Isopyrum в связи с наличием круга стаминодиев

между андроцеем и гинецеем. Этот вид — эндемик Восточноазиатской области, дизъюнктивно распространенный в Сикано-Юньнаньской, Северобирманской и Центральнокитайской провинциях. Мы рассмотрели в коллекции БИНа (LE) гербарный образец U.henryi № 3280 (сборы А.Генри (Henry). Это травянистый поликарпик с полурозеточными многолетними симподиальными побегами, тройчатосложными листьями и цимоидными брактеозными соцветиями. Корневая система из придаточных корней. Для этого вида, как и для других видов Aquileginae, характерны цветки с пентамерным околоцветником, стаминодии между андроцеем и гинецеем, мелкие лепестковидные нектарники длиной 5—6 мм.

Таким образом, род Aquilegia характеризуется наиболее продвинутым в подтрибе Aquileginae цветком, в то время как цветки Semiaquilegia и Urophysa сравнительно примитивны, а жизненная форма специализирована.

Подтриба Isopyrinae Spach

Подтриба Isopyrinae в настоящее время представлена 7 родами: Isopyrum, Enemion, Dichocarpum, Paraquilegia, Alexeya, Paropyrum, Leptopyrum, включающими около 30 видов и в большинстве первоначально относившимися к роду Isopyrum. Впоследствии более детальные исследования морфологических особенностей цветков показали значительные различия в строении цветка (венчик есть или отсутствует, лепестковидные нектарники нескольких типов, андроцей и гинецей из нестабильного числа элементов или олигомерные, гинецей из свободных или сросшихся плодолистиков). Оказавшись диагностичными для отдельных групп видов, эти различия послужили основанием для выделения из состава Isopyrum 4 родов (Drummond, Hutchinson, 1920; Ulbrich, 1925; Wang, Hsiao, 1964; Пахомова, 1974б). Наш биоморфологический анализ (Зиман, 1977б) также выявил существенные различия в характере жизненных форм, входящих в состав подтрибы групп видов. Сведения о морфологических и эколого-географических особенностях некоторых видов подтрибы содержатся в ряде работ (Franchet, 1888; Maximowicz, 1890; Бобров и др., 1937; Steyermark, 1963; Воробьев и др., 1966; Hooker, 1973; Пахомова, 1974,б). Литературные данные о жизненных формах видов Isopyrinae фрагментарные (Csapody, 1968; Muller, 1978).

О внутриродовых связях Aquilegia можно судить в определенной степени по результатам исследований В.Празмо (Prazmo, 1965), который, скрещивая A.ecalcarata с другими видами, по степени жизнеспособности полученных семян установил, что ближе всего к этому виду находится высокогорный европейский комплекс A.alpina, а также евразиатский комплекс A.vulgaris с широкой экологической амплитудой. Виды Aquilegia, образующие комплекс A.alpina, в настоящее время образуют гигрофитную (A.atrata Koch) и ксерофитную (A.pyrenaica DC.) экологические группы, но строение цветка и признаки жизненных форм их очень близки. Североамериканские комплексы A.canadensis L. и A.coerulea James, наоборот, далеки от A.ecalcarata и, должно быть, связаны по происхождению с комплексом A.vulgaris. A.canadensis и др. предпочитают влажно-тенистые местообитания, их цветки обладают короткими шпорцами и опыляются птицами, A.coerulea приурочены к сухим и открытым местам, их цветки длинношпорцевые и опыляются бабочками. Экспериментальное изучение популяций A.formosa Fisch. из комплекса A.canadensis, а также A.pubescens Covila из комплекса A.coerulea показало (Chase, Raven, 1975), что в настоящее время морфологические различия цветков и различия в опылителях вышеназванных видов менее существенны, чем их экологическая дифференциация.

Semiaquilegia — олиготипный род, состоящий из A.adoxodoides Makino и S.manschurica Kom., дизъюнктивно распространенных в горно-лесных местообитаниях Сикано-Юньнаньской, Маньчжурской и Японо-Корейской провинции Восточноазиатской области. Виды Semiaquilegia, судя по гербарию (пересмотренные нами в коллекциях БИНа (LE) образцы S.adoxodoides № 12, сборы Л.Саватье (Savatier), № 1724, сборы У.Фаура (Faura), № 1893, сборы А.Стьюарда (Steward, № 1193, сборы Ф.Форбес (Forbes)), представляют собой травянистые поликарпики с полурозеточными многолетними симподиальными побегами, основа которых погружена в почву и клубневидно утолщена, корневой системой из придаточных корней, тройчато рассеченными или дважды тройчатосложными листьями. Цветки с двойным околоцветником, лепестки его мелкие (длиной 5—7 мм) с небольшими мешковидными выростами у основания.

Род Urophysa — монотипный, из U.henryi Ulbr., выделен из состава Isopyrum в связи с наличием круга стаминодиев

между андроцеем и гинецеем. Этот вид — эндемик Восточноазиатской области, дизъюнктивно распространенный в Сикано-Юньнаньской, Северобирманской и Центральнокитайской провинциях. Мы рассмотрели в коллекции БИНа (LE) гербарный образец U.henryi № 3280 (сборы А.Генри (Henry). Это травянистый поликарпик с полурозеточными многолетними симподиальными побегами, тройчатосложными листьями и цимоидными брактеозными соцветиями. Корневая система из придаточных корней. Для этого вида, как и для других видов Aquileginae, характерны цветки с пентамерным околоцветником, стаминодии между андроцеем и гинецеем, мелкие лепестковидные нектарники длиной 5—6 мм.

Таким образом, род Aquilegia характеризуется наиболее продвинутым в подтрибе Aquileginae цветком, в то время как цветки Semiaquilegia и Urophysa сравнительно примитивны, а жизненная форма специализирована.

Подтриба Isopyrinae Spach

Подтриба Isopyrinae в настоящее время представлена 7 родами: Isopyrum, Enemion, Dichocarpum, Paraquilegia, Alexeya, Paropyrum, Leptopyrum, включающими около 30 видов и в большинстве первоначально относившимися к роду Isopyrum. Впоследствии более детальные исследования морфологических особенностей цветков показали значительные различия в строении цветка (венчик есть или отсутствует, лепестковидные нектарники нескольких типов, андроцей и гинецей из нестабильного числа элементов или олигомерные, гинецей из свободных или сросшихся плодолистиков). Оказавшись диагностичными для отдельных групп видов, эти различия послужили основанием для выделения из состава Isopyrum 4 родов (Drummond, Hutchinson, 1920; Ulbrich, 1925; Wang, Hsiao, 1964; Пахомова, 1974б). Наш биоморфологический анализ (Зиман, 1977б) также выявил существенные различия в характере жизненных форм, входящих в состав подтрибы групп видов. Сведения о морфологических и эколого-географических особенностях некоторых видов подтрибы содержатся в ряде работ (Franchet, 1888; Maximowicz, 1890; Бобров и др., 1937; Steyermark, 1963; Воробьев и др., 1966; Hooker, 1973; Пахомова, 1974,б). Литературные данные о жизненных формах видов Isopyrinae фрагментарные (Csapody, 1968; Muller, 1978).

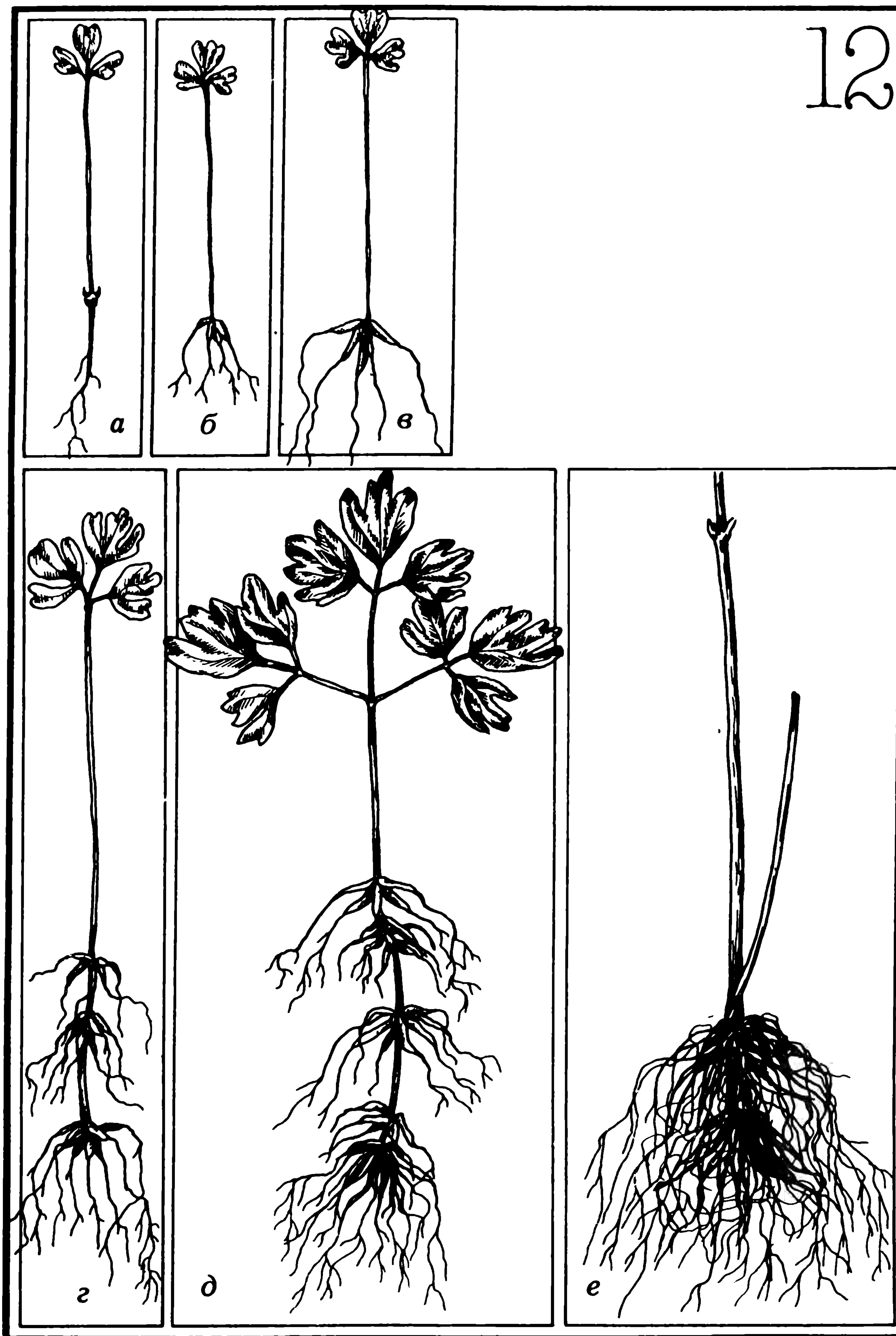


Рис. 12. Основные возрастные состояния Isopyrum thalictroides:
а – проросток, *б, в* – ювенильные растения, *г, д* – виргинильные растения, *е* – генеративное растение

Пересмотрены гербарные образцы преимущественного большинства видов подтрибы в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW, LE, TAD, AA, NS, BP). В природе мы изучали три вида двух родов: Isopyrum thalictroides L. — на Украине, в Винницкой, Хмельницкой, Львовской и Закарпатской областях, а также на опытном участке в Феофании, Paraquilegia grandiflora (Fisch.) Drumm. et Hutch. и P.microphylla (Royle) Drumm. et Hutch. — на Алтае (Кураминский хребет), Памиро-Алае (Анзобский перевал).

Род Isopyrum после ревизии его видового состава (Tamura, Lauener, 1968) включает всего два вида, I.thalictroides и I.ludlowii Tam. et Lauen. Цветки Isopyrum состоят из 5- или 6-членной чашечки, венчика из 5 плоских лепестковидных нектарников на коротких ноготках, 20—50 тычинок и 2—5 свободных плодолистиков. Мы наблюдали у I.thalictroides подземное прорастание. Семядоли имеют вид мелких пленчатых чешуй с линейными размерами 2—3 мм, быстро отмирающих. Первый лист развивается вскоре после прорастания, его пластинка тройчато рассеченная, с сегментами обратноклиновидной формы и крупнозубчатыми краями, черешок длиной 3—5 см. Эпикотиль неразвит, гипокотиль очень короткий, первичный корешок клубневидно утолщен (рис. 12). 12 *Рисунок*

Годичные побеги ювенильных растений первые годы развиваются как укороченные, несут по одному листу с тройчато раздельной пластинкой (размеры сегментов 1—5 см). Главный корень отмирает на 2-й или 3-й год, вместо него развивается несколько веретеновидно утолщенных придаточных корней. Через 2—3 года годичные побеги становятся удлиненными однолистными (лист с дважды тройчатосложной пластинкой). Главный побег погружается базальной частью в почву уже в первые годы, так что его нижняя многолетняя часть представляет собой длинное гипогеогенное корневище. Он завершает свое развитие реализацией верхушечной почки в генеративный годичный побег из слабо облиственного стебля с очередным расположением листьев, верхушечного цимоидного соцветия и одиночного прикорневого листа. В последующие годы происходят симподиальное нарастание однолетних безрозеточных побегов и рассеяное ветвление корневищ. Таким образом, можно охарактеризовать I.thalictroides как безрозеточный симподиальный длиннокорневищный придаточнокорневой травянистый поликарпик. I.thalictroides приурочен к тенистым лесным местообитаниям в горах и на

равнине большинства европейских провинций и в Западном Китае. Для него характерны ранневесеннее цветение и эфемерный цикл развития. При выращивании этого вида на открытом участке в Феофании мы наблюдали угнетенное состояние растений, сокращение периода вегетации и рассматриваем это, вместе с подземным прорастанием, как свидетельство длительного пребывания предковой группы под пологом леса. Судя по размаху дизъюнкции ареала, этот вид можно считать третичным реликтом неморальной флоры, недавно распространившимся в Центральной Европе.

Локальный эндемик Северной Индии I.ludlowii отличается от I.thalictroides, судя по авторскому описанию типа из гербария Эдинбургского ботанического сада (Tamura, Lauener, 1968), формой листьев (трижды или четырежды тройчатосложные), их мелкими размерами, большей длиной черешков, а также экологическими особенностями (произрастает на открытых сухих склонах на высоте 3 тыс. м).

Род Enemion включает около 10 видов, произрастающих на востоке Восточноазиатской области (Маньчжурская и Японо-Корейская провинции) и в четырех провинциях бореальных областей Северной Америки. Все виды Enemion произрастают в широколиственных или хвойно-широколиственных лесах и характеризуются, как и виды Isopyrum, эфемероидным циклом развития. По признакам жизненной формы виды этого рода близки к видам Isopyrum, но цветки обладают более продвинутыми признаками (пентамерный простой околоцветник без нектарников, гинецей с тенденцией к уменьшению количества семязачатков до 1 или 2). Наличие у некоторых растений Enemion единичных стаминодиев без нектароносной ткани (Иванова, 1953) свидетельствует, по нашему мнению, о редукционной природе простого околоцветника у видов этого рода.

Род Dichocarpum состоит из 17 видов, дизъюнктивно распространенных в 6 провинциях Восточноазиатской области и приуроченных к тенистым лесным местообитаниям. Все виды Dichocarpum, как и виды Isopyrum и Enemion, следует отнести к жизненной форме безрозеточных симподиальных длиннокорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков. Характерными чертами цветков Dichocarpum являются двойной пентамерный околоцветник и двухмерный гинецей из двух плодолистиков, сросшихся у основания. В современной трактовке род Dichocarpum (Wang, Hsia

1964) состоит из 4 секций (Dichocarpum, Hutchinsonia Wang et Hsiao, Dalzielia Tam. et Lauen., Fargesia Tam. et Lauen.), виды которых различаются по морфологическим признакам цветка (лепестковидные нектарники трубчатые или плоские, с бокаловидной, двухлопастной или щитовидной пластинкой) и листьев (тройчато или пальчато рассеченные, простые или сложные, с очередным или супротивным расположением по стеблю, иногда почти все стеблевые листья редуцированы). Таким образом, роды Isopyrum, Enemion, Dichocarpum образуют экологическую группу сциофитов-мезофитов и относятся к одной жизненной форме, в то время как виды родов Paraquilegia, Alexeya, Paropyrum, Leptopyrum представляют собой гелиофиты, связанные в современном распространении с открытыми, преимущественно высокогорными, местообитаниями.

Род Paraquilegia включает 4 вида, P.grandiflora, P.microphylla, P.caespitosa (Boiss. et Hohen.) Drumm. et Hutch., P.gemmifolia Pachom., ареал которых включает 6 провинций Восточноазиатской. Циркумбореальной и Ирано-Туранской областей (горы Западного Китая, Северной Индии, Сибири, Ирана, Афганистана, Средней Азии) и характеризуется дизъюнкциями. Взрослые растения обладают полурозеточной структурой моноподиально возобновляющихся побегов и стержневой корневой системой. Годичные побеги дифференцированы на вегетативные укороченные верхушечные, многолистной розеткой из тройчатосложных листьев и пазушные генеративные удлиненные, с одиночным цветком и двумя супротивными линейно-ланцетными прицветными листьями. Характерно наличие 20—50 ветвей каудекса, погруженных в почву на 3—15 см и покрытых у основания плотной обверткой из волокнистых остатков отмерших листьев (рис. 13). Для видов Paraquilegia характерны надземное прорастание, тройчато рассеченные первые листья и укороченные годичные побеги ювенильных растений. Возрастные изменения жизненной формы Paraquilegia заключаются преимущественно в увеличении количества листьев в прикорневой розетке, усложнении их формы, ветвлении побегов, увеличении размеров корневой системы и глубины проникновения ее в почву. 13 *Рисунок*

Цветки P.grandiflora и других видов этого рода обладают двойным околоцветником и имеют мелкие почти плоские лепестковидные нектарники на коротких ноготках, внизу

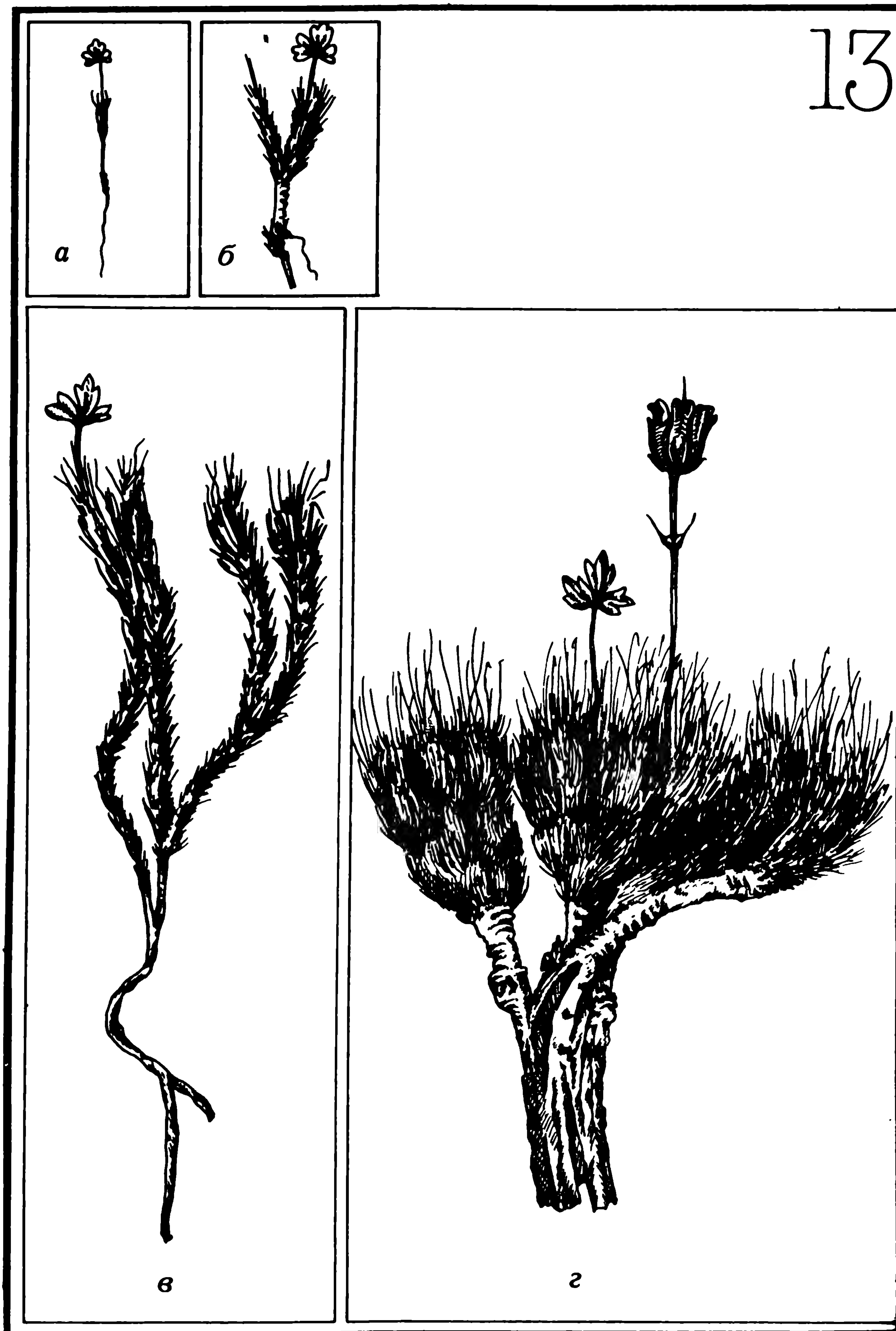


Рис. 13. Основные возрастные состояния Paraquilegia grandiflora:
а – ювенильное растение, *б* – виргинильное растение, *в*, *г* – генеративные растен

мешковидными выростами и у основания сросшиеся. Андроцей из множества тычинок на длинных нитях, плодолистиков 3—7 с длинными столбиками. Все виды Paraquilegia произрастают в альпийском поясе гор в расщелинах скал на высоте 3—4 тыс. м, а один из них, P.caespitosa, был найден (Hooker, 1973) в Гималаях на высоте 5,7 тыс. м.

Род Alexeya, описанный в результате критического пересмотра гербарного образца Paraquilegia, собранного на склонах Северо-Западных Гималаев на высоте 3,3 тыс. м в трещинах скал и хранящегося в Британском ботаническом музее, состоит из A.vvedenskyi Pachom., который представляет собой травянистый поликарпик. Его жизненная форма, судя по описанию М.Г.Пахомовой (1974б), отличается от Paraquilegia слабым ветвлением каудекса, а главное — симподиальным возобновлением побегов, так как облиственные генеративные побеги верхушечные и заканчиваются цимоидными соцветиями. Иная также форма листьев: прикорневые листья дважды или трижды перистосложные, стеблевые тройчатосложные, в мутовке и образуют прицветное покрывало. Есть различия и в строении цветка — лепестки на треть трубчатые сидячие, плодолистиков 3—4.

Род Paropyrum также монотипный, состоит из P.anemonoides (Kar. et Kir.) Ulbr. Статус этого вида дискуссионный, и он включался в состав рода Paraquilegia (Бобров и др., 1937), а также возвращался в ранге монотипной секции в род Isopyrum (Wang, Hsiao, 1964; Tamura, Lauener, 1968). Для этого рода, как и для Paraquilegia, Alexeya, характерно произрастание в высокогорье, но, кроме альпийского пояса, он встречается также в тенистых влажных местообитаниях лесного пояса. Ареал Paropyrum дизъюнктивный и включает несколько провинций Ирано-Туранской и Восточноазиатской областей (горы Средней Азии, Афганистана, Алтай, Гималаи, Куньнань).

P.anemonoides представляет собой полурозеточный моноподиальный длиннокорневищный придаточнокорневой травянистый поликарпик. Вегетативные побеги многолетние, укороченные, розеточные, верхушечные, генеративные побеги однолетние удлиненные, пазушные, состоят из стебля с прицветным покрывалом и верхушечного малоцветкового цимоидного соцветия. Цветки с двойным пентамерным околоцветником, листочки чашечки длиной 7—8 мм, лепестковидные нектарники очень мелкие (длиной около 2 мм), трубчатые, плодолистиков 3—5.

Leptopyrum — монотипный род, состоящий из L.fumarioides Reichb., спорадически распространенного в Евразии, открытых сухих, часто сорных местообитаниях. В цветках сочетаются примитивные (трубчатые на ноготках нектарники, 6—20 свободных плодолистиков) и продвинутые (тычинок всегда 10) признаки. То же можно сказать о признаках жизненной формы (однолетники с полурозеточными побегами и стержневой корневой системой). Характерными чертами Leptopyrum являются уникальные в подсемействе Isopyroideae дорсивентральный тип строения черешков листьев и однолакунные следы у семядольных и настоящих листьев (Tamura, 1964; Decamps, 1976).

Подсемейство Ranunculoideae Hutch.

Подсемейство Ranunculoideae состоит из двух триб, роды которых характеризуются многочисленными односемянными плодолистиками — орешками и крупными хромосомами R-типа.

Триба Anemoneae DC.

Общими признаками входящих в трибу родов являются цветки со спиральным расположением элементов и их нестабильным числом.

Подтриба Anemoninae Spach

Подтриба Anemoninae содержит 7 родов: Anemone, Hepatica, Pulsatilla, Barneoudia, Knowltonia, Miyakea, Capethia, для видов которых характерны черепитчатое сложение листочков околоцветника и прицветное покрывало из мутовки верхних стеблевых листьев.

Род Anemone включает около 150 видов, широко распространенных в обоих полушариях: общий ареал рода охватывает около 100 провинций 23 флористических областей.

Род Anemone состоял, по А.Декандолю (DeCandolle, 1824), из 6 секций (Pulsatilloides, Pulsatilla, Preonanthus, Anemonanthea, Anemonospermos, Omalocarpus), по Э.Шпаху (Spach, 1839) — из 8 секций, так как он ввел в систему Anemone секции Oriba, Sylvia, Anemonidium, Pheandra, но выделил секции Pulsatilla и Preonanthus. Интенсивные исследования морфологии и систематики Anemone были проведены во второй половине XIX ст. (Pritzel, 1841; Janczewski

1896; Britton, 1892), а наиболее детальная сводка по систематике и морфологии этого рода принадлежит Э.Ульбриху (Ulbrich, 1905, 1906), в трактовке которого род состоял из 6 секций (Anemonanthea, Anemonidium, Pulsatilloides, Eriocephalus, Omalocarpus, Rivularidium) и 15 рядов. Впоследствии при изучении рода Anemone или его отдельных групп использовались основные положения системы Э.Ульбриха (Бобров и др., 1937; Janchen, 1949; Вісюліна, 1952; Chater et al., 1964; Кемулариа-Натадзе, 1966). Современная система рода Anemone (Tamura, 1968a) содержит 9 секций (Anemone, Pulsatilloides DC., Omalocarpus DC., Anemonidium Spach, Rivularidium Jancz., Oriba (Adans.) Spach, Keiskea Tam., Begoniifolia Tam., Anemoclema (Wang) Tam.). Цветки Anemone характеризуются простым околоцветником с неопределенным числом более или менее ярких листочков, большим количеством спирально расположенных тычинок и плодолистиков. Форма, размеры, окраска и опушение элементов цветка Anemone вариабельны, и константным на уровне секций или рядов является только характер плодов многоорешков. При их эволюционной оценке мы исходили из представлений М.Тамуры (Tamura, 1968a) о примитивности опушенных плодов с развитым столбиком и продвинутости плодов без опушения, с коротким столбиком, а также с выростами и придатками.

При разграничении родов подтрибы Anemoninae, а также выделении секций рода Anemone традиционно использовались различия в морфологических признаках листьев, плодов, иногда околоцветника. Система рода, предложенная М.Тамурой (Tamura, 1968), наиболее прогрессивна тем, что в ней впервые использованы различия в форме прикорневых и прицветных листьев, а также некоторые признаки побегов. Вместе с тем секции рода Anemone различаются в этой системе преимущественно по морфологическим особенностям плодов, в то время как типы корневых систем и структура побегов остались вне внимания автора. В последнее время был проведен ряд морфолого-систематических исследований отдельных видов или групп Anemone (Lauener, 1960; Wang, 1964; Slavikova, 1968; Holub, 1973; Keener, 1975) в публикациях, затрагивающих морфологические особенности вегетативных органов.

Значительный интерес представляет книга П.Шарфеттера (Sharfetter, 1953), в одном из разделов которой ретроспек-

тивно рассмотрены жизненные формы нескольких среднеевропейских видов Anemone. Автор, проанализировав онтоморфогенез A.nemorosa, указал на приспособительный характер эволюции ее жизненной формы и экологизм этого явления. Данные о биоморфологических особенностях или некоторых этапах онтоморфогенеза некоторых видов Anemone содержатся в ряде специальных работ (Голубев, 1962, 1965; Шарипова, 1966; Csapody, 1968; Залевская, 1970; Рысина, 1973; Tamura et al., 1977). Наиболее интересны и ценны результаты исследований большого жизненного цикла нескольких видов Anemone (A.ranunculoides, A.amurensis (Korsch.) Kom., A.crinita — Рубцова, 1972; Гуланян, 1974; Костенко, 1975, 1977).

Анализ жизненных форм видов Anemone (Зиман, 1978) показал диагностичность многих признаков побегов и корневых систем. По результатам этого анализа высказаны предложения об их эволюционной значимости и о возможных путях трансформации жизненных форм Anemone. В дальнейшем на основе сравнительно-морфологического анализа этого рода мы сформировали представление об эволюционном состоянии внутриродовых групп и филогенетических связях между ними (Зиман, Савицький, 1980).

Изучены особенности онтоморфогенеза у 11 видов Anemone во время экспедиций (A. nemorosa, A.ranunculoides, A.sylvestris, A.laxa Juz., A.narcissiflora — на Украине; Киевская, Черниговская, Львовская, Ивано-Франковская, Закарпатская, Тернопольская, Хмельницкая, Донецкая области, A.fasciculata L., A.speciosa, A.caucasica Willd. — на Северном и Центральном Кавказе; окрестности поселков Теберда, Казбеги и Бакуриани, A.crinita Juz. — на Алтае, Кураминский хребет, A.eranthioides Regel, A.protracta (Ulbr.) Juz. — в горах Средней Азии: перевалы Хобу-Рабат и Анзоб, Заилийский Ала-Тау). Часть этих видов дополнительно наблюдали на опытном участке Института ботаники АН УССР в Феофании (A.nemorosa, A.ranunculoides, A.sylvestris, A.narcissiflora), кроме того, изучали развитие A.dichotoma в ботаническом саду им. акад. А.Ф.Фомина (Киев), A.blanda — в Донецком ботаническом саду, A.narcissiflora — в ботаническом саду Львовского университета. В именном гербарии В.Чаподи (BP) мы рассмотрели возрастные стадии 5 видов Anemone (A.coronaria L., A.mexicana H.B.K., A.trifolia L., A.hupehensis Lam., A.baicalensis Turcz.). В результате мы располагали для сравни-

тельно-морфологического анализа собственными данными по онтоморфогенезу 19 видов из 5 гетероморфных секций, относящихся к 7 жизненным формам. Пересмотрено гербарные материалы взрослых растений почти всех видов рода Anemone в коллекциях мировой флоры всех вышеупомянутых 14 ботанических учреждений. У нас отсутствовали данные по онтоморфогенезу видов 4 секций, из них 3 монотипные, эндемичные для Китая и Японии, 4-я секция состоит из 3 видов, произрастающих в Африке, но их жизненные формы, судя по гербарным материалам взрослых растений, близки к рассмотренным в природе. Поэтому мы считаем уместным экстраполировать свои выводы на весь род и уточнить в нем при помощи сравнительно-морфологического анализа филогенетические связи и эволюционные тенденции.

Все виды Anemone представляют собой многолетние поликарпические растения. Надземная часть их побегов прямостоячая, травянистая, редко (A.capensis) в нижней части с одревеснением. Преимущественное большинство видов Anemone характеризуется во взрослом состоянии многолетним циклом развития побегов, их симподиальным возобновлением и нарастанием, у некоторых видов побеги многолетние моноподиальные с постоянно вегетативной верхушкой и пазушными однолетними генеративными побегами. Приуроченность видов, которые обладают моноподиальными побегами, к экстремальным условиям высокогорий и арктических тундр дает нам основание рассматривать этот тип побегов как продвинутый. У большинства видов Anemone побеги в надземной и подземной частях имеют ортотропное направление роста, некоторые виды обладают ортотропными надземными и плагиотропными подземными (длинные корневища, или столоны) побегами, считающимися продвинутыми.

Растения всех рассмотренных в природе видов в начале своего развития обладают стержневой корневой системой, впоследствии система главного корня сохраняется у сравнительно небольшой части видов. У некоторых видов главный корень существует на протяжении первых 2—5 лет, у многих отмирает или заменяется придаточными корнями вскоре после отмирания семядолей. У видов Anemone верхние стеблевые листья ниже соцветий или цветоносов собраны в мутовку, нижние в большинстве случаев образуют прикорневую розетку. Розеточная структура побегов, в том числе

иногда только на ранних этапах развития, отмечена у всех наблюдавшихся нами видов, и это позволяет рассматривать безрозеточные побеги Anemone как продвинутые по отношению к полурозеточным. Для видов Anemone характерно большое разнообразие формы листьев — простые, сложные, с тройчатой, пальчатой или перистой, а также цельной пластинкой, и их конфигурация, размеры и форма сегментов диагностичны в основном на уровне видов. Наблюдения над возрастными листовыми сериями у видов Anemone, а также имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что пластинка первого листа независимо от формы листовых пластинок генеративных растений всегда имеет тройчатолопастную или тройчато рассеченную форму, что указывает на производный характер пальчатых и перистых, а также простых листьев с цельной пластинкой. Большинство видов Anemone характеризуется надземным прорастанием, у части видов семядоли не выходят на поверхность почвы, и прорастание подземное, считающееся (Васильченко, 1936) продвинутым. При прорастании черешки семядолей у многих видов свободные, у некоторых срастаются и образуют трубку. Тип генеративных побегов диагностичен на уровне секций или рядов: преобладают цимоидные соцветия, нечетко отграниченные от вегетативной части побегов, часто встречаются зонтиковидные соцветия. У некоторых видов генеративные побеги одноцветковые, и мы рассматриваем их, по И.Дексейmеру (Dexeimer, 1975), как результат редукции различны типов соцветий.

Мы описали в пределах рода Anemone 22 биоморфологические группы (Зиман, 1978а), жизненные формы которы отличаются друг от друга в большей или меньшей степени Дополнив характеристики жизненных форм во взросло состоянии данными по их возрастным изменениям, выделено для рода Anemone 10 биоморфотипов. При сравнени эволюционного состояния внутриродовых групп Anemo было возможно использовать имеющиеся в литературе сведения о пыльцевых зернах и кариотипах. Морфологически особенности пыльцевых зерен видов рода Anemone хорош изучены (Kumazawa, 1936; Vishnu-Mitre, Sharma, 1963; Huy 1970; Савицкий, 1978, 1981, 1982; Зиман, Савицький, 1980 Данный род является одним из немногих, в пределах кото рого есть почти все палинотипы семейства Ranunculacea У различных представителей пыльцевые зерна радиальн

симметричные, сфероидальные или эллипсоидальные, изополярные, чаще всего средних размеров (экваториальный диаметр 20—45 мкм), с различными количеством и формой апертур. Пыльцевые зерна многих групп трехбороздные, с тонкими мембранами и мелкозернистой поверхностью — исходный тип, к которому относятся виды почти половины секций. Наиболее прогрессивны многопоровые сфероидальные зерна с шиповатой поверхностью, другие типы (руговые сфероидальные с меридиональными короткими апертурами и мелкобугорчатой поверхностью, 7—8-бороздные эллипсоидальные зерна с почти гладкой поверхностью, а также спирально-бороздные крупные зерна) рассматриваются как промежуточные. Род Anemone характеризуется наличием разнообразных кариотипов. Литература по кариологии его видов обширна (Heimburger, 1959; Boraich, Heimburger, 1964; Joseph, Heimburger, 1966; Madahar, 1966; Чупов, 1975). Наибольший объем сведений по кариологии и цитологии рода Anemone и других родов подтрибы Anemoninae содержит монографическая сводка Х.Баумбергера (Baumberger, 1970). Рассмотрев хромосомные наборы, их идио- и кариограммы, автор установил для рода Anemone основной и производный кариотипы. Основной кариотип содержит 3 пары коротких хромосом с центромером в терминальной или субтерминальной части, остальные 5 пар медиальные или субмедиальные (1 пара коротких, 4 пары длинных хромосом). Для производных кариотипов характерны инверсия, транслокация, редукция или увеличение числа хромосом. В пределах рода Anemone широко распространена полиплоидия, причем наряду с тетраплоидами встречаются также гексаплоиды.

У многих видов Anemone сосудистые пучки в черешках листьев относятся к примитивному радиальному типу, преобладают аномоцитные перигенные устьица, узлы в семядолях чаще всего однолакунные, в листьях ювенильных и взрослых растений трехлакунные (Tamura, 1964; Decamps, 1974, 1976, 1978). По нашим данным, стержневой корневой системой во взрослом состоянии обладают виды 7 биоморфогрупп (секции Anemoclema, Begoniifolia, Pulsatilloides, ряды Rivularis Ulbr., Anemonospermos Ulbr., Rupicola Ulbr.). Среди них наиболее примитивная жизненная форма описана нами у A.rivularis из многовидового ряда Rivularis секции Rivularidium. Взрослые растения этого вида представляют собой полурозеточные каудексовые стержнекорневые травянистые

поликарпики с симподиальным возобновлением и нарастанием побегов, цимоидными фрондозными соцветиями и тройчатолопастными листьями. Этот вид — почти единственный в пределах рода Anemone, не имеющий прицветного покрывала. Соцветие не отграничено от вегетативной части побега, облиствено крупными листьями с очередным расположением по всему стеблю. Прикорневая розетка из 5—7 листьев, листья с клиновидно-ромбическими сегментами пластинки длиной 7—10 см. Высота стеблей 40—60 см, каудекс ветвистый, главный корень с одревеснением. Плоды продолговатые, голые, с длинным согнутым столбиком, пыльцевые зерна руговые, кариотип основной. Мы рассмотрели гербарные образцы A.rivularis в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW), БИНа (LE), а также изучили соответствующую литературу (Smith, 1913; Pei Chien, 1947; Eichler, 1958).

A.rivularis дизъюнктивно распространена в нескольких провинциях Восточноазиатской (Сикан, Юньнань, Сычуань, Шанси, Гималаи) и Индийской областей (Деканское плато, горы на острове Цейлон). Произрастая во влажных тенистых или полутенистых кустарниково-лесных местообитаниях среднего и верхнего горных поясов на высоте 2,2—4 тыс. м, этот вид является одним из немногих в семействе Ranunculaceae видов, распространенных в условиях не только умеренного, но и тропического климата, в связи с чем П.Легрис (Legris, 1963) отнес его при рассмотрении экологических особенностей некоторых видов флоры Индии к горно-тропическим элементам. К этой же жизненной форме относятся восточногималайский эндемик A.wigthiana Wall. и эндемик Квейчоу (Западный Китай) A.orthocarpa Hand.-Mazz., произрастающие в горно-лесных местообитаниях.

Близки к A.rivularis по своей жизненной форме виды ряда Anemonospermos секции Oriba, A.vitifolia, A.japonica Sieb. et Zucc., A.hupehensis, иногда рассматриваемые (Tamura, 1968a; Ohwi, 1965) в качестве самостоятельного рода Eriocapitella Nakai. Для них также характерны стержневая корневая система, полурозеточные симподиальные побеги и отсутствие прицветного покрывала. Эти виды отличаются формой листьев (тройчатосложные, из сегментов длиной 15—25 и диаметром около 20 см), а самое главное — супротивным их расположением.

У A.japonica, A.hupehensis наблюдаются надземное прорастание, округло-эллиптическая форма пластинок семядоль

ных листьев, свободные черешки, гипокотиль длиной около 6 мм, нитевидный первый корешок, тройчатолопастная форма первого листа. Высота стеблей взрослых растений находится в пределах между 15 и 60 см. Плоды — орешки длиной 1,0—1,5 мм, с тонким столбиком длиной около 2 мм, густо мохнато опушенные. Пыльцевые зерна трехбороздного типа, кариотип основной. Мы обнаружили у некоторых экземпляров A.japonica цветки с двойным околоцветником, из 2—4 внешних листочков, зеленоватых, продолговато-ромбической формы, с трехзубчатой верхушкой, и ярких, белых или розовых внутренних овально-лопатковидных листочков с округлой верхушкой. Это уникальное в пределах рода Anemone явление мы рассматриваем как атавизм, свидетельствующий о редукционной природе простого околоцветника в роде Anemone.

Ареал данной группы видов охватывает несколько провинций Восточноазиатской области, а также часть территории Индокитайской и Малезийской областей и характеризуется большими дизъюнкциями. Растения произрастают в горных лесах, преимущественно на высоте 2—3 тыс. м, и входят, как и A.rivularis, в состав горно-тропической флоры, носящей здесь островной характер.

Близкой жизненной формой обладает также гималайско-юньнаньский эндемик ультраореофит A.rupicola из монотипного ряда Rupicola секции Oriba. Отличается меньшей высотой побегов (5—20 см) и одиночными цветками с прицветным покрывалом. Плоды опушенные, пыльцевые зерна трехбороздные, кариотип производный.

К жизненной форме полурозеточных симподиальных каудексовых стержнекорневых травянистых поликарпиков относятся сикано-юньнаньские эндемики гелиосциофиты-ореофиты A.glaucifolia Franch. из монотипной секции Anemoclema и A.begoniifolia Levl., из монотипной секции Begoniifolia. Отличаются формой листьев (перисто-лировидные у A.glaucifolia и цельные сердцевидные у A.begoniifolia), а также типом соцветий (зонтиковидные брактеозные с прицветным покрывалом из редуцированных листьев). Плоды у первого вида опушенные, с длинной остью, у второго вида плоды голые, с коротким столбиком. Пыльцевые зерна руговые и многопоровые.

Стержнекорневыми полурозеточными симподиальными травянистыми поликарпиками представлены также моно-

типные ряды Alchemillaefolia Ulbr. (A.alchemillaefolia) и Kilimandscharicae Ulbr. (A.thomsonii), секции Pulsatilloides. Листья у обоих видов цельные, цветки одиночные. A.capensis из монотипного ряда Pinnatifoliae Ulbr. этой же секции отличается одревеснением оснований надземных побегов до высоты 3—5 см. Нижние стеблевые листья дважды тройчато рассеченные, с линейными сегментами и колючими зубцами, в ложной розетке, верхних листьев три, они образуют прицветное покрывало со сросшимся основанием. Плоды всех трех видов Pulsatilloides густо опушены, у A.thomsonii они с коротким столбиком, у двух других с длинной остью. Пыльцевые зерна у A.thomsonii руговые, у других видов многопоровые.

Виды секции Pulsatilloides распространены в открытых, реже полутенистых местообитаниях Восточной и Южной Африки. Эндемичная для Восточной Африки (склоны горы Килиманджаро) A.thomsonii приурочена к субальпийскому и альпийскому поясам на высоте 3—4,8 тыс. м и входит в состав афро-альпийской флоры. A.capensis и A.alchemillaefolia — дизъюнкты, произрастают в среднем горном поясе и, по-видимому, преадаптированы к тропическому климату.

Виды подсекции Himalajicae Ulbr. секции Omalocarpus (A.obtusiloba, A.coelestina Franch., A.polyanthes, A.trullifolia Hook. et Thom., A.micrantha Klatrsch., A.elongata D.Don, также характеризующиеся стержневой корневой системой, отличаются моноподиальным возобновлением надземных побегов. Кроме того, у видов Himalajicae листья с цельной пластинкой и одиночные цветки на пазушных цветоносах высотой 5—15 см. Плоды цилиндрические, густо опушены, с остью, пыльцевые зерна трехбороздные, кариотип основной. Виды этой подсекции сосредоточены в Сикано-Юньнаньской и Восточно-Гималайской провинциях Восточной Азии, приурочены к верхнему горному поясу на высоте 3—5 тыс. м.

Ареалы стержнекорневых видов и групп Anemone носят дизъюнктивный или эндемичный характер, преимущественное большинство видов произрастает на территории запад Восточноазиатской области и отмечено участие некоторых из них в составе горно-тропических флор Юго-Восточной Азии и Африки.

Придаточнокорневые виды Anemone относятся к 15 биоморфогруппам, которые характеризуются, в отличие от стержнекорневых видов, сплошным или почти сплошным

распространением на территории ряда флористических областей и царств. Среди придаточнокорневых Anemone сравнительно примитивной жизненной формой обладают несколько групп.

Самостоятельная биоморфогруппа, составленная видами части ряда Anemonospermos секции Oriba (A.sylvestris, A.baicalensis, A.ochotensis Fisch.), характеризуется полурозеточными симподиальными побегами с многолетним циклом развития и рассеянно ветвящимися корневищами. Мы изучали возрастные изменения этой жизненной формы на примере A.sylvestris. Прорастание надземное. Семядольные листья с короткими черешками и пластинками продолговатой формы, суженными к верхушке и основанию, длиной 3–5 мм. Первый лист трехлопастный, с цельными сегментами. Эпикотиля нет, гипокотиль длиной 5—10 мм. Придаточные корни развиваются уже у всходов (рис. 14). Главный побег ювенильных растений состоит из укороченных годичных побегов, возобновляется и нарастает моноподиально. Его базальная часть представляет собой короткое ортотропное эпигеогенное корневище, терминальная часть заканчивается розеткой из 3—5 длинночерешковых листьев, пальчато рассеченных на 3—5 ромбически-клиновидных сегментов. Развитие главного побега заканчивается формированием генеративного побега, состоящего из цветоноса, прицветного покрывала и верхушечного одиночного цветка, после чего моноподиальное возобновление сменяется симподиальным. У генеративных растений раскрывается несколько почек возобновления, изменяется направление роста корневища, начинается отмирание его базальной части. Характерной чертой является также вегетативное размножение корневыми отпрысками, реже — делением корневища. Плоды опушенные, с короткими столбиками, пыльцевые зерна трехбороздного типа, кариотип производный.

14
Рисунок

A.sylvestris дизъюнктивно распространена в Евразии и Северной Америке, другие виды этой группы встречаются на северо-востоке Азии. Виды группы произрастают в горах и на равнине, полутенистых и открытых, влажных и сухих местообитаниях, т.е. их экологическая амплитуда широкая. Близкими к рассмотренным у A.sylvestris признаками жизненной формы (полурозеточные симподиальные короткокорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики) характеризуются виды рода Virginiana Ulbr. секции

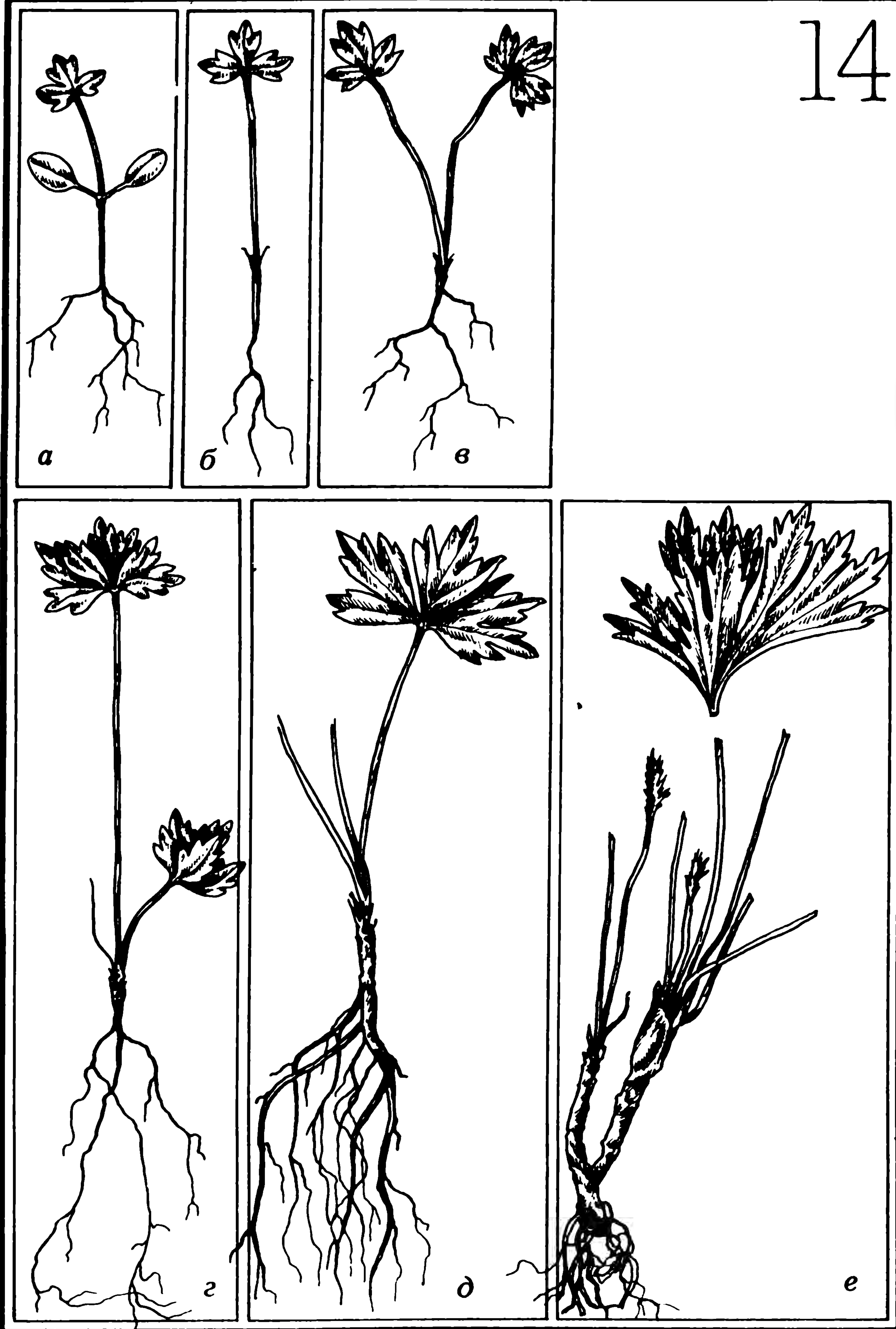


Рис. 14. Основные возрастные состояния Anemone sylvestris:
а – проросток, *б, в* ювенильные растения, *г* – виргинильное растение, *д, е* – генеративные растения

Oriba (A.virginiana L., A.riparia Fern.)., большей части ряда Multifida Ulbr. (A.multifida, A.globosa Nutt.), а также части ряда Rivularis (A.antucensis, A.tenuicaulis, A.mexicana), рядов Rigida Ulbr. (A.rigida Bernh.), Hepaticaefolia Ulbr. (A.hepaticaefolia Hook.), Crassifolia (A.crassifolia Hook.).

Виды рядов Virginiana и Multifida распространены в Северной и частично Южной Америке (область Скалистых гор, Атлантическо-Североамериканская, Мадреанская и Андийская области), ареал третьей биоморфогруппы охватывает юго-восток Азии, Тасманию, Новую Зеландию, юг Южной Америки. Экология видов различная. Для видов данной жизненной формы характерны (на примере A.mexicana) надземное прорастание, семядоли с округло-продолговатыми пластинками, свободные черешки, нитевидный главный корень, длинночерешковый первый лист с трехлопастной пластинкой, укороченная розеточная структура главного побега и раннее отмирание главного корня. Плоды у видов рядов Virginiana и Multifida опушенные, у видов Rivularidium — голые, с крючковатым столбиком. Пыльцевые зерна трехбороздные, многобороздные, или руговые, у некоторых видов (A.peruviana Britt.) отмечены зерна двух типов. Кариотипы у большинства видов производные, среди видов Rivularidium преобладают полиплоиды.

К жизненной форме полурозеточных симподиальных короткокорневищных придаточнокорневых Anemone следует отнести также A.flaccida из монотипного ряда Flaccidae Ulbr. подсекции Anemone, произрастающую во влажнотенистых среднегорных местообитаниях Восточной Азии (Центральный и Юго-Западный Китай, Япония, Сахалин и Курильские острова). Растения отличаются развитием только одной семядоли, морфологией пыльцевых зерен (многобороздные эллипсоидальной формы), кариотипом (редуцированный).

К жизненной форме полурозеточных симподиальных клубнекорневищных придаточнокорневых относятся виды ряда Oriba Ulbr. одноименной секции. Ее возрастные изменения мы рассмотрели на примере A.eranthioides и A.coronaria. (рис. 15). Наблюдается надземное прорастание, семядоли с округло-эллиптической пластинкой и сросшимися в трубку черешками, гипокотиль клубневидно утолщен уже у проростков. Первый лист с тройчатолопастной пластинкой, годичные побеги ювенильных растений укороченные розе-

15
Рисунок

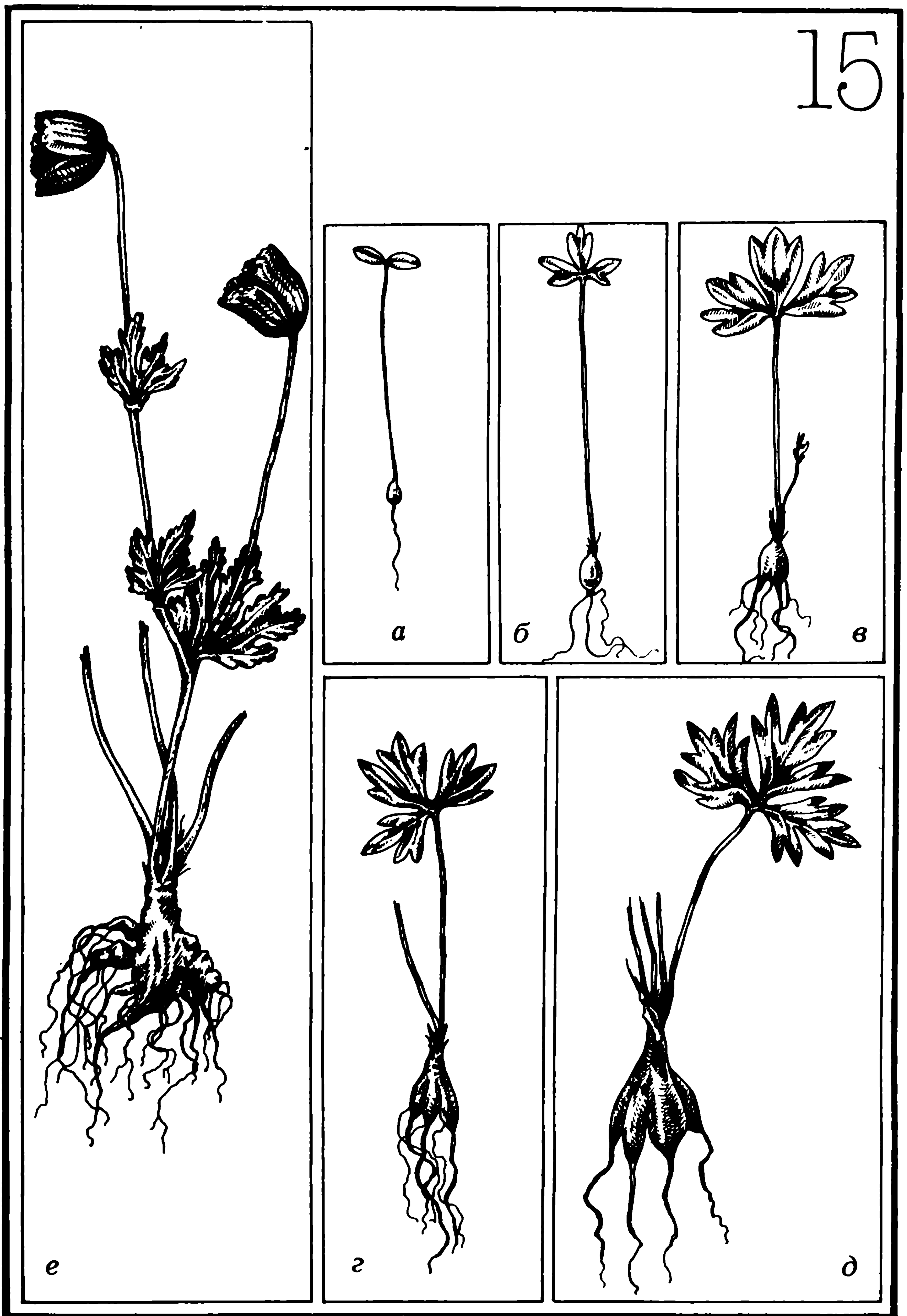


Рис. 15. Основные возрастные состояния Anemone eranthioides:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в, г* – виргинильные растения, *д, е* – генеративные растения

ючные, придаточные корни развиваются уже в первый год, и базальные части некоторых из них утолщены. Для побегов генеративных растений характерны полурозеточная структура, многолетний цикл развития, симподиальное возобновление и прикорневая розетка пальчато или перисторассеченных листьев, верхушечное цимоидное соцветие или одиночный цветок. Базальная часть побегов клубневидная, округло-продолговатая или неправильной формы, погружена в почву на 2—5 см. Для некоторых видов этой биоморфогруппы отмечено образование недолговечных столонов, у всех эфемероидный цикл развития. Плоды густо опушены, пыльцевые зерна многопоровые или спиральнобороздные, кариотип производный.

К данному биоморфотипу относится, судя по гербарию, часть видов ряда Multifida (A.decapetala, A.sphoenophylla Poepp.). Среди клубневых видов Anemone много среднеазиатских эндемиков, а общий ареал этой группы включает Южную Европу, Малую и Среднюю Азию, Северную Африку, а также Северную и Центральную Америку (виды Multifida). Экологическая амплитуда видов широкая.

Виды подсекции Omalocarpus секции Omalocarpus относятся к жизненной форме полурозеточных моноподиальных короткокорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков, основные возрастные изменения жизненной формы которой рассмотрены на примере A.narcissiflora, A.laxa, A.crinita, A.speciosa, A.fasciculata, A.protracta. Растения характеризуются надземным прорастанием, семядольные листья с округло-продолговатыми пластинками и сросшимися в трубку черешками, гипокотиль длиной 3—5 мм, 16
главный корень тонкий (рис. 16). Ювенильные растения Рисунок
ряд лет находятся в фазе укороченного однолистного побега, постепенно погружающегося в почву. В конце ювенильной стадии главный побег становится розеточным. Побеги генеративных растений сохраняют исходно ортотропное направление роста, погружаются в почву на глубину до 3—7 см. Для них характерны извилисто-бороздчатая поверхность, чехол из волокнистых остатков отмерших листьев и продольное расщепление на отдельные тяжи снизу вверх. Партикуляция при этом не происходит, растения остаются односевыми и верхушечная точка роста не отмирает. Главный побег характеризуется розеточной структурой и верхушеч-

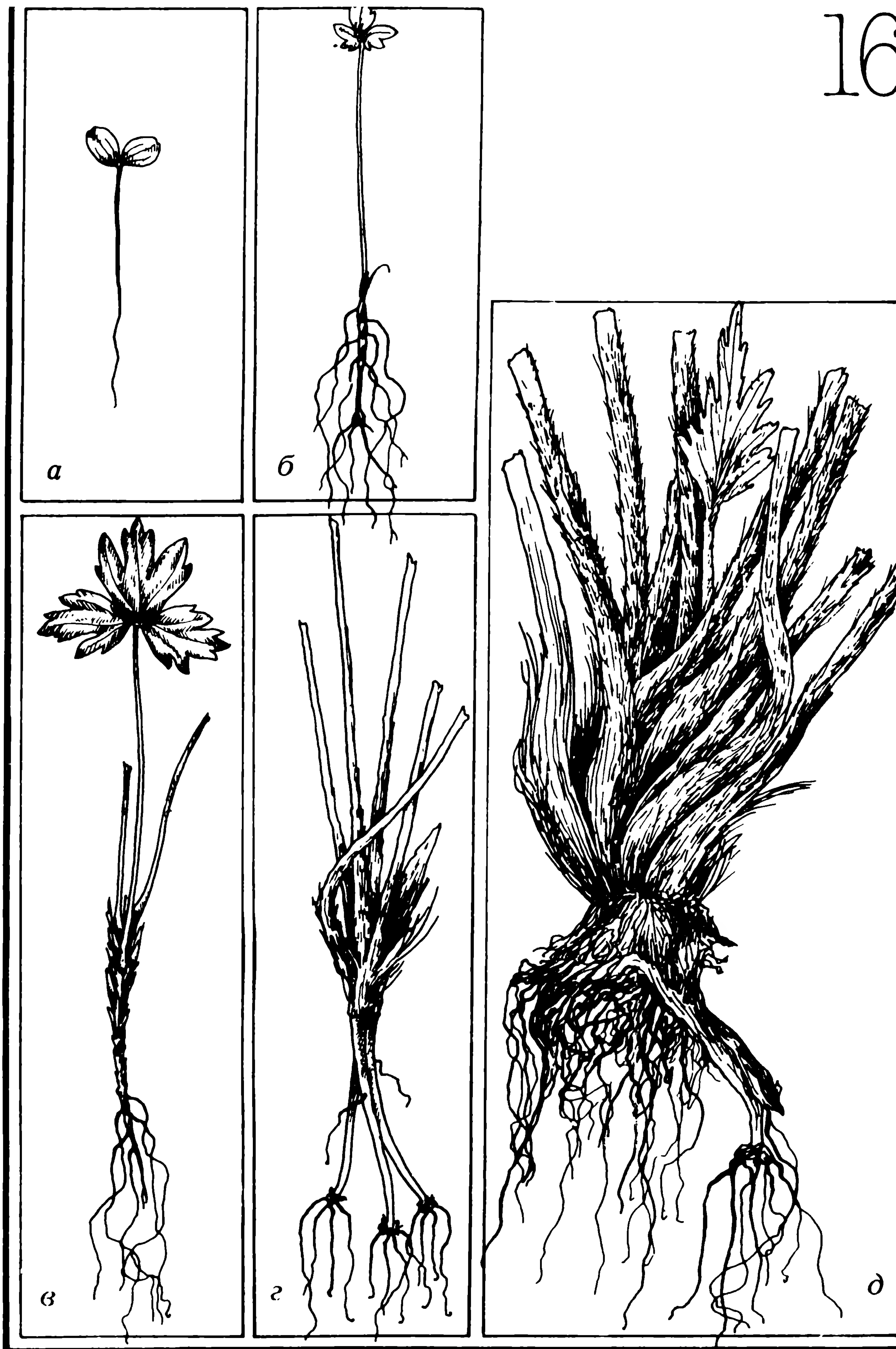


Рис. 16 Основные возрастные состояния Anemone narcissiflora:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в*, *г* – виргинильные растения, *д* – генеративное растение

ным ростом на протяжении всей жизни растения, генеративные побеги пазушные однолетние, одноцветковые или заканчиваются зонтиковидными соцветиями. Плоды голые, сплюснутые, с короткими столбиками и боковыми крыловидными выростами, пыльцевые зерна трехбороздные, кариотип редуцированный, сосудистые пучки в черешках листьев дорсивентральные.

Виды подсекции Omalocarpus распространены дизъюктивно в Евразии и Северной Америке, произрастают в альпийском и субальпийском поясах гор, а также на Крайнем Севере, в тундре.

К жизненной форме полурозеточных симподиальных придаточнокорневых длиннокорневищных поликарпиков относятся A.baldensis L. и A.drummondii, образующие ряд Baldenses Ulbr. секции Oriba. и произрастающие в открытых местообитаниях верхнего горного пояса Средней Европы и Северной Америки. Для них характерны дважды или трижды перисторaздельные листья и одноцветковые цветоносы. Плоды опушенные, пыльцевые зерна трехбороздные или руговые. A.baldensis — диплоид, A.drummondii — полиплоид. A.parviflora из монотипного ряда Parviflora Ulbr. секции Oriba относится к полурозеточным моноподиальным длиннокорневищным придаточнокорневым поликарпикам и обладает перисторассеченными листьями и одиночными цветками на пазушных цветоносах. Корневища двух типов, укороченные восходящие и длинные горизонтальные. Плоды мелкие, опушенные, с длинными столбиками, пыльцевые зерна промежуточные между трех- и многобороздными, кариотип редуцированный. A.parviflora произрастает в тундровых местообитаниях северо-востока Азии и северо-запада Северной Америки.

Жизненная форма безрозеточных симподиальных длиннокорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков представлена A.richardsonii из монотипного ряда Richardsonia Ulbr. секции Rivularidium. Годичные побеги этого вида состоят из плагиотропного подземного междоузлия длиной 5—15 см и узла с одним пальчато рассеченным листом или одиночным цветоносом. Эколого-географические особенности A.richardsonii такие же, как у A.parviflora. Плоды голые, пыльцевые зерна руговые, кариотип редуцированный. Виды секции Anemone, состоящей из 3 подсекций (Anemone, Tuberosae Ulbr., Stoloniferae Ulbr.), относятся к 6 жизненным формам.

Часть видов (ряды Nemorosae Tam., Reflexa Ulbr., подсекция Anemone — A.nemorosa, A.ranunculoides, A.debilis, A.reflexa, а также A.keiskeana F. Ito из монотипной секции Keiskeana) представляют собой безрозеточные симподиальные длиннокорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики. Наиболее характерной чертой A.nemorosa и других видов данной биоморфогруппы является подземное прорастание. Семядоли мелкие (длиной 2—3 мм, диаметром 1—2 мм), редуцированные, не выходят на поверхность почвы и быстро отмирают. Первый настоящий лист появляется сравнительно быстро, он длинночерешковый, с пластинкой, рассеченной на три цельных ромбически-клиновидных сегмента. Гипокотиль клубневидный, округло-шаровидный, диаметром 2—3 мм, главный корень хорошо заметен. Однолистные укороченные побеги, образующие плагиотропно расположенную в почве моноподиальную систему главной оси с годичными приростами, отделенными друг от друга поперечными перетяжками, характерны для ювенильных и виргинильных растений вплоть до перехода в генеративное состояние. После первого плодоношения происходят перевершинивание и замена моноподиального нарастания симподиальным, после чего начинаются ветвление корневища в терминальной части и отмирание в базальной. Побеги взрослых растений безрозеточные, и их надземная часть развивается по эфемероидному типу. Годичные побеги состоят: вегетативные — из плагиотропного подземного участка длиной 1—5 см и одного листа, генеративные — из еще более короткого (длиной 1—5 мм) участка и одиночного цветоноса с прицветным покрывалом. Корневая система состоит из придаточных корней. У взрослых растений корневище рассеянно ветвится, длина ветвей в пределах 5—15 см. Наблюдаются вегетативное размножение и расселение, а также угнетение семенного возобновления. Плоды голые, пыльцевые зерна трехбороздные, кариотип основной и производный. Виды данной биоморфогруппы произрастают в тенистых влажных местообитаниях умеренной зоны Евразии и Северной Америки, причем большинство видов сосредоточено на востоке Восточноазиатской области.

Подсекция Tuberosae включает виды (A.caucasica, A.blanda, A.apennina L.), распространенные в кустарниково-опушечных местообитаниях Южной Европы и Кавказа, признаки жизненной формы которых промежуточные между рассмот-

ренными у клубнекорневищных видов ряда Oriba и длиннокорневищных видов подсекции Anemone. Проростки сходны с рассмотренными у A.coronaria (рис. 17), отличаются надземным прорастанием, округло-эллиптической формой семядольных листьев и срастанием их черешков в трубку, развитием гипокотильных клубней, ранним отмиранием главного корня, тройчатолопастной формой первого листа. Побеги ювенильных растений больше сходны с ювенильными побегами A.nemorosa — однолистные, укороченные, с плагиотропным положением подземной части. Близка к рассмотренной у A.nemorosa и морфоструктура взрослых растений — побеги безрозеточные с однолетним циклом развития, корневища горизонтальные с заметными годичными приростами, тип развития эфемероидный. Плоды опушенные, пыльцевые зерна трехбороздные, кариотип производный.

17 Рисунок

Виды подсекции Stolonifera (A.davidi Franch., A.delavayi Franch., A.exiqua Maxim.). — гелиофиты, произрастающие на высокогорных лугах Центрального и Западного Китая и отличающиеся по своей жизненной форме от видов подсекции Anemone. Это полурозеточные длиннокорневищные растения с длительным периодом вегетации, для которых характерны одревеснение подземной части побегов и развитие у некоторых видов столонов. Пыльцевые зерна руговые или многопоровые. Своеобразная жизненная форма присуща видам секции Anemonidium (A.dichotoma, A.canadensis L., A.pennsylvanica L.).

Взрослые растения обладают безрозеточными побегами с симподиальным возобновлением и корневой системой из придаточных корней. Базальная часть побега дихотомически ветвится, но реализуется только одна из двух супротивных почек возобновления. Генеративные побеги облиственные, высотой 30—70 см, несут крупные пальчато рассеченные листья, а в нижней части 2—5 чешуевидных листьев длиной до 10 мм, не образующих розетку. Многолетние побеги — вертикальные короткие корневища. На приповерхностных горизонтальных придаточных корнях развиваются корневые отпрыски. Прорастание надземное, семядоли с линейноланцетными пластинками, первый лист тройчато рассеченный, главный корень отмирает в 1-й или 2-й год жизни. Побеги ювенильных растений укороченные розеточные. Плоды почти без опушения, широкоэллиптические, с согнутым столбиком, пыльцевые зерна трехбороздные, кариотип редуци-

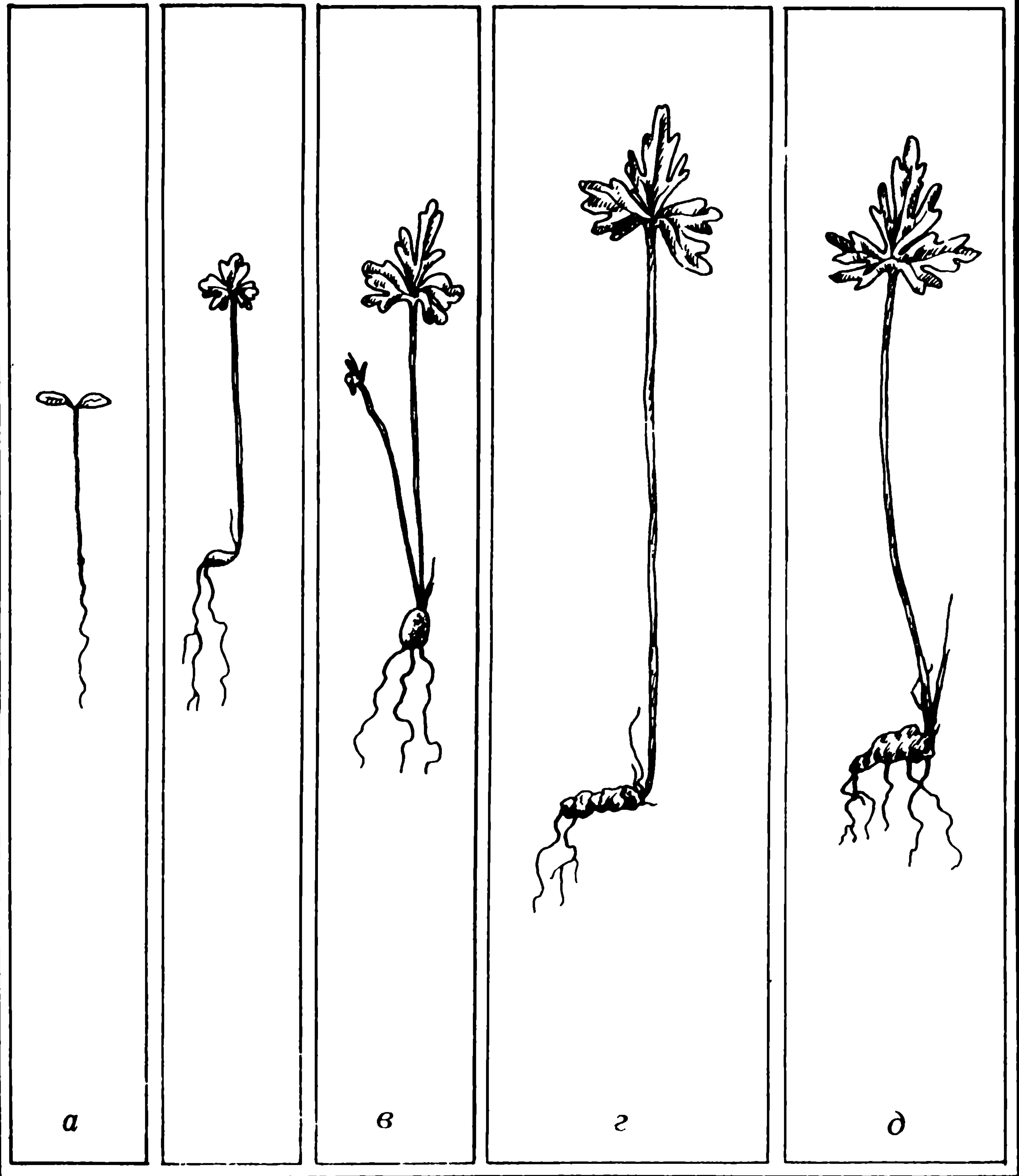


Рис. 17. Основные возрастные состояния *Anemone caucasica*:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в* – виргинильное растение, *г*, *д* – генеративные растения

рованный. Виды Anemonidium распространены во влажных или сырых опушечно-луговых или болотных местообитаниях Сибири, Восточной Азии и Северной Америки.

Результаты сравнительно-морфологического анализа рода Anemone — серьезное основание для пересмотра его системы и филогении.

Род Hepatica содержит около 10 видов, дизъюнктивно распространенных в 13 провинциях 4 областей Евразии и Северной Америки. Данные по морфологическим и эколого-географическим особенностям видов этого рода содержатся в ряде работ (Prantl, 1887; Бобров и др., 1937; Steyermark, Steyermark, 1960; Chater et al., 1964). Лучше других изучена H.nobilis, произрастающая в большинстве флористических провинций Европы. Так, есть сведения о ее морфолого-анатомических особенностях (Scharfetter, 1953; Барыкина, Гуланян, 1974; Рысина, 1973, 1981). Мы рассмотрели гербарные образцы видов Hepatica в коллекциях Института ботаники АН УССР, БИНа АН СССР, Института ботаники АН ТаджССР, Естественно-исторического музея. Возрастные особенности жизненной формы H.nobilis мы изучали во время экспедиций по Украине (Хмельницкая, Винницкая, Тернопольская, Львовская, Ивано-Франковская, Закарпатская области), кроме того, наблюдали за сезонным развитием этого вида на опытном участке в Феофании. Результаты наших наблюдений близки к данным Р.П.Барыкиной и Т.А.Гуланян. 18
Нами отмечено надземное прорастание в мае (рис. 18). Се- *Рисунок*
мядольные листья с округло-удлиненной пластинкой длиной 8–12 см, с выемкой на верхушке и черешками длиной 10—15 мм. Эпикотиль неразвит, гипокотиль длиной 2—3 мм, первичный корешок тонкий. Фаза проростка длится около года, и семядольные листья зимуют на поверхности почвы, а первый настоящий лист появляется следующей весной. Он с пластинкой широкотреугольной формы и кожистой, длиной около 10 мм и диаметром 12—15 мм, черешком длиной около 20 мм. После отмирания семядольных листьев мы наблюдали развитие мелких пленчатых листьев длиной 2–4 мм, а потом уже разворачивался настоящий лист с пластинкой. Главный побег нарастает моноподиально как у ювенильных растений, так и на протяжении всей жизни растения. Для составляющих его годичных побегов характерна укороченная структура, сначала годичные побеги 1-, 2-листные, позже — 3-, 5-листные. Размеры листовой пластинки

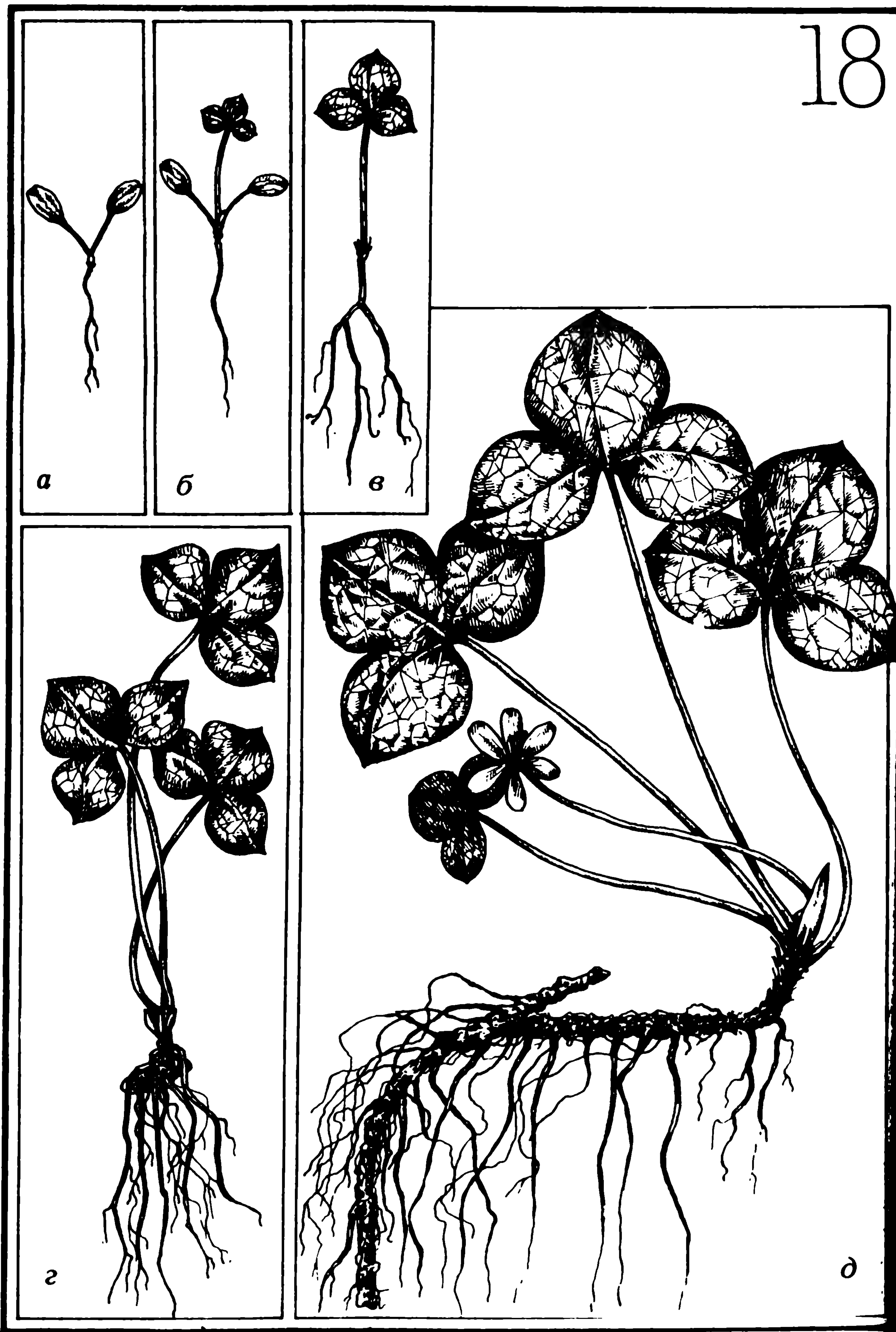


Рис. 18. Основные возрастные состояния Hepatica nobilis:
а, б – ювенильное растение, *г* – виргинильное растение, *д* – генеративное растени

увеличиваются, форма не изменяется. Первые годы главный побег развивается как ортотропный, а его базальная часть, погружаясь в почву, превращается в эпигеогенное корневище с ежегодным приростом 3—5 мм. В начале генеративного состояния корневище становится восходящим или плагиотропным, в это же время начинается отмирание его базальной части, а общая длина достигает 5—15 см. Побеги генеративных растений двух типов, вегетативные многолетние розеточные, генеративные однолетние безрозеточные, состоящие из безлистной стеблевой части, одиночного цветка и прицветного покрывала из трех сидячих цельных широколанцетных листьев, вплотную приближенных к цветку. Придаточные корни развиваются у 2—3-летних растений, но главный корень сохраняется почти до конца ювенильной фазы. Для H.nobilis характерно ранневесеннее короткое цветение, и генеративные побеги выходят из пазух внешних пленчатых листьев. Весенняя генерация листьев разворачивается в конце цветения и отмирает в конце июня, в июле разворачиваются листья летней генерации, отмирающие в сентябре. В начале сентября почки возобновления содержат 3—5 пленчатых листовых и 2—3 зачатка цветков с линейными размерами 1—5 мм.

H.nobilis растет чаще всего в лесных тенистых влажных местообитаниях, в литературе есть данные о ее произрастании на открытых местах. При выращивании этого вида на открытых участках в Феофании мы наблюдали менее обильное, чем в тени, цветение и почти полное отсутствие семенного размножения. Другие виды Hepatica (H.transsilvanica Schur, H.asiatica Nakai) характеризуются близкими признаками жизненной формы. Общий ареал рода дизъюнктивный палеарктический.

Род Pulsatilla, содержит около 40 видов, дизъюнктивно произрастающих в 29 провинциях 5 областей Евразии и Северной Америки. Сведения по морфологическим и эколого-географическим особенностям видов рода содержатся во многих региональных работах. Вопросами систематики и филогении Pulsatilla занимались несколько авторов (Zamels, Peagle, 1927; Zimmerman, 1958; Zimmerman, Mielich-Vogel, 1962) Особого внимания заслуживает монография Д.Айхеля и Х.Швеглер (Aichelle, Schwegler, 1958), содержащая пересмотр видового состава и систему рода из пяти секций (Preonanthus Ehrh., Preonanthopsis Zamels, Iostemon (Juz.) Aich. et Schweg., Campanaria Endl., Semicampanaria Zamels).

В этих работах сведения по морфологическим особенностям побегов и корневых систем были фрагментарными, иногда ошибочными. Вегетативные органы отдельных видов изучались с различной степенью детальности (Голубев, 1957, 1962, 1965, 1978; Csapody, 1968; Рысина, 1973). В последнее время у нескольких видов были рассмотрены морфологические особенности большого жизненного цикла (Залевская, 1970; Барыкина, Гуланян, 1974; Цыбанова, 1976; симачев, 1978). Получены противоречивые данные, особенно по структуре побегов (розеточные или полурозеточные) и характеру их возобновления и нарастания (моноподиальные или симподиальные).

Мы пересмотрели жизненные формы по гербарным коллекциям мировой флоры в ряде ботанических учреждений и детализовали исследования наблюдением в природе над 10 видами (P.patens, P.vulgaris Mill., P.taurica Juz., P.nigricans Stork., P.alba Reichb. — на Украине: Киевская, Полтавская, Донецкая, Ворошиловградская, Крымская, Ивано-Франковская, Закарпатская области; P.patens, P.campanella, P.turczaninovii Kryl. et Serg. — на Алтае; P.aurea, P.albana, P.violacea — на Северном Кавказе (окрестности поселка Теберда). Результаты изучения ближе всего к данным Р.П.Барыкиной и Т.А.Гуланян (1974) по P.aurea и P.violacea и не подтверждают данные В.Н.Голубева (1978) по P.taurica. Все виды рода Pulsatilla относятся, по нашим данным, к жизненной форме полурозеточных моноподиальных каудексовых стержнекорневых травянистых поликарпиков. Прорастание семян надземное, черешки семядольных листьев образуют трубку, а форма их пластинок продолговато-ланцетная. Первый настоящий лист с тройчатолопастной пластинкой, эпикотиль неразвит, гипокотиль длиной 3—5 мм, первичный корешок нитевидный (рис. 19). Ювенильные растения сравнительно быстро переходят от однолистной к 3—7-листной розеточной структуре главного побега, состоящего из ортотропных укороченных годичных побегов, погружающихся в почву на глубину 2—3 см. Уже в ювенильной фазе наряду с системой главного корня развиваются придаточные корни. Растения большинства видов Pulsatilla в конце ювенильной фазы становятся многопобеговыми за счет реализации боковых почек. Главный побег сохраняет моноподиальное нарастание на протяжении всего жизненного цикла растения, и генеративные побеги, одноцветковые и однолетние, развиваются из

19 *Рисунок*

пазушных почек. У генеративных и особенно сенильных растений многих видов происходит партикуляция, но к обособлению партикулянтов она приводит редко. Главный корень большинства видов массивный, с диаметром у основания 30—50 мм, проникает в почву глубже 1 м. Вегетация длительная, цветение весеннее, до распускания листьев. Из особенностей некоторых видов рода следует отметить подушкообразные кусты у P.albana и других высокогорных видов, а также гипогеогенное образование длинных и тонких столонообразных побегов у P.alba, наблюдавшееся нами в высокогорье Украинских Карпат (хребет Черногора, стационар Пожижевская). Листья взрослых растений Pulsatilla тройчато, пальчато или перисторассеченные, мохнато опушенные. Они сосредоточены в прикорневой розетке, а мутовка из трех стеблевых листьев образует прицветное покрывало.

У видов секций Preonanthopsis (P.alba, P.alpina Delarb., P.occidentalis (Wats.) Freyn, P.aurea) и Preonanthus (P.taraoi, P.nipponica (Takeda) Ohwi) листья прицветного покрывала свободные, по форме и размерам сходны с прикорневыми листьями, у остальных видов из секций Campanaria, Semicampanaria, Iostemon эти листья редуцированные и сросшиеся у основания в трубку. Таким образом, все виды рода относятся к жизненной форме полурозеточных моноподиальных каудексовых стержнекорневых травянистых поликарпиков. Цветки обладают бокаловидно-колокольчатым околоцветником из более или менее крупных и ярких мохнато опушенных чашелистиков, тычинок и плодолистиков много. Плоды с длинными перисто опушенными остями. Наиболее существенные отличия цветков Pulsatilla от цветков Anemone заключаются в наличии у части видов лепестковидных стаминодиев. Наличие на них нектароносной ткани в различной степени редукции (Иванова, 1953) можно рассматривать как показатель примитивности цветков Pulsatilla с двойным околоцветником по сравнению с цветками видов этого рода без стаминодиев. Этот эволюционно важный признак диагностичен на высоком таксономическом уровне, и все виды секций Campanaria, Semicampanaria, Iostemon имеют лепестковидные стаминодии, виды секций Preonanthus и Preonanthopsis характеризуются цветками с простым околоцветником. Пыльцевые зерна у видов Pulsatilla сфероидальные или эллипсоидальные, с шипиковатой, бородавчатой или бугорчатой поверхностью. По литературным данным (Kumazawa, 1936;

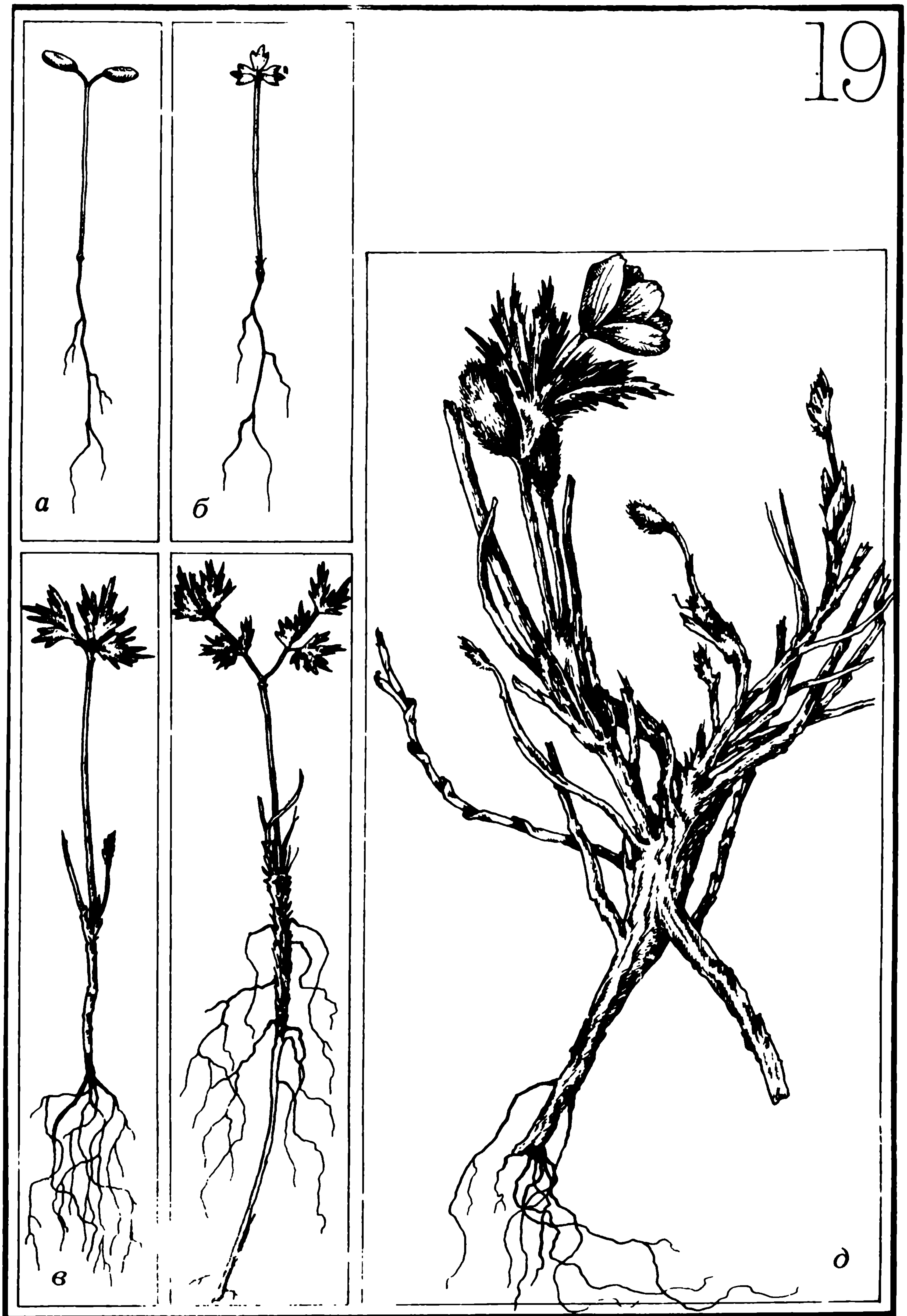


Рис. 19. Основные возрастные состояния Pulsatilla alba:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в*, *г* – виргинильные растения, *д* – генеративное растение

Савицкий, 1978, 1982; Петров, Иванова-Борисова, 1980), пыльцевые зерна у видов Campanaria и Semicampanaria трехбороздные, реже многобороздные, у видов Preonanthus и Preonanthopsis — многобороздные или многопоровые. У видов первой группы преобладают диплоидные кариотипы, большинство видов второй группы — тетраплоиды, но у всех них кариотип производный, с транслокациями и инверсиями хромосом. Для видов этого рода характерны 1—2-лакунные следы в черешках семядольных и 3-лакунные следы всех взрослых и ювенильных листьев. Сосудистые пучки радиального (первая группа видов) или дорсивентрального типа (вторая группа), преобладают аномоцитные перигенные устьица (Барыкина, Гуланян, 1974; Decamps, 1976).

Barneoudia — олиготипный род, состоящий из трех видов (B.major Phil., B.chilensis Gay., B.balliana Britt.), произрастающих в альпийском поясе, на высоте 3,5—4 тыс. м на юге Южной Америки (Чилийско-Патагонская область). Сведения по морфологическим и эколого-географическим особенностям видов Barneoudia содержатся в нескольких работах (Britton, 1892; Lourteig, 1951). Мы рассмотрели гербарные образцы B.major и B.chilensis в коллекциях LE и KW. Это полурозеточные клубнекорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики, близкие по признакам жизненной формы к клубнекорневищным видам Anemone из секции Oriba. Листья у взрослых растений тройчато раздельные, с цельными продолговато-эллиптическими сегментами, прицветное покрывало состоит из 3 сросшихся у основания листьев, пальчато рассеченных на многочисленные цельные сегменты длиной 3—5 см. Цветки одиночные, с простым околоцветником, сросшимся с прицветным покрывалом. Тычинок много, с лентовидно расширенными нитями, плодолистиков также много. Плоды — многоорешки, густо опушенные жесткими волосками, со столбиками, длина которых почти равна длине плодов. Один из видов рода Pulsatilla — P.integrifolia Tatew. et Ohwi был выделен в самостоятельный род Miyakea (Miyabe, Tatewaki, 1935) Основные морфологические признаки цветка (двойной околоцветник из крупных опушенных листочков и более мелких лепестковидных стаминодиев), плодов (многоорешки с перистыми остями длиной около 30 мм), листьев прицветного покрывала (срослись у основания в трубку и состоят из линейно-ланцетных сегментов), жизненной формы (полурозеточные мо-

ноподиальные каудексовые стержнекорневые травянистые поликарпики) полностью соответствуют признакам видов Pulsatilla из секций Campanaria и Semicampanaria. Отличается от видов Pulsatilla формой пластинки прикорневых листьев (цельнокрайная эллиптически-продолговатая, длиной 3—5 см).P.integrifolia — локальный эндемик Сахалино-Хоккайдской провинции Восточноазиатской области, произрастающий на открытых каменистых местообитаниях среднего горного пояса на высоте 1—1,4 тыс. м.

Род Capethia выделен из рода Anemone (Britton, 1892), а его единственный вид C.integrifolia (DC.) Britt. был описан вначале как Anemone integrifolia H.B.K., затем отнесен к роду Hepatica как H.integrifolia DC. и впоследствии еще раз описан в составе монотипного рода Oreithales Schlecht. (O.integrifolia (H.B.K. ex DC.) Schlecht. — Duncan, Perez, 1979). Мы рассмотрели гербарные образцы C.integrifolia в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW) и БИНа (LE), кроме того, познакомились с авторскими описаниями этого вида (DeCandolle, 1924; Britton, 1892). Цветки относятся к тому же типу, что и цветки видов Pulsatilla секций Preonanthus и Preonanthopsis, с простым околоцветником из 10—15 узколанцетных листочков длиной 10—20 мм, с густым опушением на внешней поверхности. Плоды — многоорешки, рассеянно опушенные и с длинной остью. C.integrifolia относится к характерной для видов Pulsatilla жизненной форме полурозеточных моноподиальных каудексовых стержнекорневых травянистых поликарпиков. Прикорневые листья по своей форме очень похожи на рассмотренные у Miyakea integrifolia, так как их пластинка с цельным краем и ланцетно-эллиптической формы, длиной 3—7 см, но прицветное покрывало состоит из свободных листьев с цельной эллиптической пластинкой, почти вплотную приближенных к цветку, как у видов Hepatica. Этот вид спорадически встречается в открытых высокогорных местообитаниях Южной Америки (Перу, Боливия, Эквадор) на высоте 3,5—5 тыс. м, являясь эндемиком Андийской области.

Род Knowltonia включает около 10 видов, дизъюнктивно произрастающих в трех областях Восточной и Южной Африки (Судано-Замбезийская, Гвинео-Конголезская и Капская), данные по которым содержит ряд работ (Milne-Redhead, Turrill, 1952) Мы рассмотрели гербарные образцы K.rigida Salisb., K.hirsuta (Vent.) DC., K.vesicatoria Sims. в коллек-

циях мировой флоры Института ботаники АН УССР (KW) и БИНа (LE).

Это травянистые поликарпики с полурозеточными симподиальными побегами и стержневой корневой системой. Прикорневые листья трижды или дважды тройчатосложные, кожистые, у части видов с колючими зубцами, листья прицветного покрывала редуцированные. Цветки с простым околоцветником из нестабильного числа ланцетно-продолговатых листочков длиной 10—25 мм. Андроцей и гинецей многочленные, плоды — сочные однолистовки, соцветия верхушечные зонтиковидные. Данных по палинологии и анатомии нет, но известно (Болховских и др., 1969), что виды этого рода представляют собой гексаплоиды.

Подтриба Clematidinae Lotsy

Подтриба Clematidinae Lotsy состоит из 4-х родов, Clematis, Clematopsis, Naravelia, Archiclematis, виды которых характеризуются уникальным в семействе Ranunculaceae створчатым почкосложением околоцветника, а также удлиненными, часто лианными побегами с супротивно расположенными в надземной части листьями.

Clematis — один из самых крупных родов семейства (включает около 300 видов), обладает наиболее широким ареалом, охватывающим почти все провинции 28 областей Евразии, Африки, Северной и Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии. Другие роды подтрибы моно- или олиготипные, характеризуются более или менее узкими ареалами и выделены из состава Clematis. Морфологические и эколого-географические особенности видов, входящих в подтрибу Clematidinae, изучались многими авторами региональных обработок семейства Ranunculaceae (Bentham, Hooker, 1862; Davis, 1900; Handel-Mazzetti, 1939; Бобров и др., 1937; Lourteig, 1951; Eichler, 1958; Allan et al., 1961; Ohwi, 1965, Chater et al., 1964; Hara, 1966; 1975; Keener, 1975a, b; Raynal, 1978; Tamura, 1980). Значительное количество авторов исследовали вопросы систематики: А.Декандоль (DeCandolle, 1824) предложил систему Clematis из 4 секций (Flammula. Atragene, Viticella, Cheiropsis), Э.Шпах (Spach, 1839) выделил секцию Aspidanthera, К.Прантль (Prantl, 1887) Viorna, Pseudanemone, Х.Хандель-Маццетти (Handel-Mazzetti, 1939) — Naravelіopsis. Монографическую обработку рода Clematis с

выделением групп неопределенного таксономического ранга опубликовал О.Кунтце (Kuntze, 1885). Пересмотр морфологических особенностей и состава секции Viorna осуществил Р.Эриксон (Erickson, 1943), сравнительно-морфологический анализ подсекции Integrifoliae Cricks. этой секции провел К.Кинер (Keener, 1967), пересмотр секции Atragene выполнен И.Принглом (Pringle, 1971, 1973) Некоторые сведения по морфологии и географии отдельных видов Clematis содержатся также в работах интродукционного плана (Lloyd, 1965; Волосенко-Валенис, 1971). Наиболее полная обработка рода Clematis принадлежит Тамуре (Tamura, 1953, 1954, 1956, 1968a), который пересмотрел его видовой состав для флоры Восточной Азии, а также модифицировал систему этого рода, описав в его пределах 6 новых секций. Род Clematis состоит, по М.Тамуре, из 12 секций (Clematis, Viorna (Reichb.) Prantl, Atragene DC., Cheiropsis DC., Viticella DC., Naraveliopsis Hand.-Mazz., Paratragene Tam., Meclatis (Spach) Tam., Fruticella Tam., Patentes Tam., Lasiantha Tam., Pterocarpa Tam.).

В основу описания секций рода Clematis, а также выделения из его состава родов Naravelia и Clematopsis были положены преимущественно признаки цветков и плодов. Сравнительно недавно М.Тамура (Tamura, 1956, 1968a) ввел в диагностику секций и рядов Clematis такие признаки вегетативных органов, как форма листьев и типы генеративных побегов.

Проведенный биоморфологический анализ подтрибы Clematidinae (Зиман, 1981a) показал диагностичность существенных признаков жизненных форм для большинства секций и родов. Вместе с тем сведения о жизненных формах рода Clematis и всей подтрибы Clematidinae, в том числе об их изменении на протяжении большого жизненного цикла, были фрагментарными и краткими, касались небольшого числа видов вплоть до последнего времени (Sterckx et al., 1897; Васильченко, 1938, 1960; Голубев, 1962, 1965, 1978; Keener, 1967; Cşapody, 1968; Tamura et al., 1977; Muller, 1978). Зато в последние годы несколькими авторами почти одновременно были опубликованы результаты морфологических исследований вегетативных органов целого ряда видов Clematis.

Так, В.Н.Голубев и М.А.Бескаравайная (1980), рассмотрев некоторые существенные признаки побегов и корневых систем 26 видов этого рода, культивируемых в Никитском

ботаническом саду, обсудили возможные направления эволюции жизненных форм. По их мнению, исходной для этого рода была древесная вечнозеленая лиана, возникшая в палеогене в тропических и субтропических лесах на обширной территории Северного и Южного полушарий. Впоследствии В.Н.Голубев (1982) в тезисной форме еще раз подчеркнул свое мнение о первичности древесных вечнозеленых видов и вторичности прямостоячих травянистых видов, а также предположил широкое распространение предкового морфотипа Clematis в тропиках и субтропиках Евразии, Америки, Африки и Австралии. Морфолого-анатомическое изучение ранних этапов онтогенеза 21 вида Clematis из отечественной и зарубежной флор осуществили Р.П.Барыкина и Н.В.Чубатова (1981а, б). Авторы обратили внимание на наличие у видов этого рода двух типов прорастания (надземное и подземное), установив связь типа прорастания с характером жизненной формы. По их данным, примитивное надземное гипокотилярное прорастание коррелирует с кустарниковой и полукустарниковой жизненными формами, в то время как надземное котиледонарное и подземное прорастание чаще встречается у травянистых форм. Анатомическое строение различных органов проростков и ювенильных растений свидетельствует, по данным Р.П.Барыкиной и Н.В.Чубатовой, о мезофитном характере рода.

Первые данные по биоморфологии одного из видов — C.pseudoflammula Schmalh. — были опубликованы нами ранее (Зиман, 1973а, 1976б). Впоследствии мы провели обзор жизненных форм взрослых растений в подтрибе Clematidinae на фоне ее системы, а затем выполнили анализ межродовых и внутриродовых филогенетических связей в этой подтрибе (Зиман, 1981а, б). Наши выводы в значительной степени не совпадают с положениями В.Н.Голубева и М.А.Бескаравайной, а также некоторыми положениями других авторов. Поэтому в данной работе мы провели тщательный анализ эволюционной значимости признаков вегетативных и генеративных органов всех входящих в подтрибу таксономических групп видов. Основой послужили гербарные материалы, пересмотренные в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW), БИНа АН СССР (LE), MW, TBI, AA, NS, BP, а также Памирского биологического института, вся доступная литература по морфологии и эколого-географическим особенностям видов Clematidinae и собственные сборы и

наблюдения в природе над 7 видами (C.recta L., C. lathyriflora Bess., C.pseudoflammula, C.alpina Mill., C.integrifolia — на Украине, A.manschurica Rupr. — на Алтае, C.sibirica Mill. — на Тянь-Шане. Кроме того, в коллекции В.Чаподи (Csapody — BP) мы рассмотрели морфологические особенности возрастных стадий еще 8 видов (C.viticella L., C.stans Sieb. et Zucc., C.montana, C.macropetala Ledeb., C.tangutica (Maxim.) Korsch., C.orientalis L., C.heracleifolia, C.coccinea Engelm.).

Цветки видов Clematis и других родов подтрибы актиноморфные, с супротивным расположением элементов околоцветника и спиральным расположением членов андроцея и гинецея. Околоцветник состоит из 4 (реже 6—8) сравнительно крупных листочков (длиной 15—60 мм), чаще всего ярко окрашенных. У некоторых видов (секция Viorna) наблюдается срастание листочков околоцветника у основания. Эволюционно продвинутое створчатое почкосложение околоцветника, отражающее супротивный характер расположения его элементов, считалось характерной чертой видов родов подтрибы Clematidinae, а отсутствие данного признака у других представителей семейства Ranunculaceae давало основание говорить о древней обособленности этой группы и выделять ее в самостоятельную трибу Clematideae (Lotsy, 1911). Но уже в середине XIX ст. (Bentham, Hooker, 1862) стало известно о наличии у нескольких африканских видов Clematis примитивного черепитчатого почкосложения цветков, что послужило в дальнейшем К.Прантлю (Prantl, 1887) основанием для выделения данной группы видов в секцию Pseudanemone. Через некоторое время И.Хетчинсон (Hutchinson, 1920), детально исследовав морфологические особенности цветков и листьев у видов Pseudanemone, а также критически пересмотрев состав всей группы, счел возможным выделить ее в самостоятельный род Clematopsis и высказал мнение о том, что Clematopsis представляет собой промежуточную группу между родами Anemone и Clematis и соответственно является в подтрибе Clematidinae наиболее примитивным.

В трактовке И.Хетчинсона род Clematopsis состоял из 15 видов. Впоследствии А.Экселл и др. (Exell et al., 1951) еще раз критически пересмотрели видовой состав этого рода, в результате чего признали существование всего 8 видов, из них 5 видов (C.scabiosifolia (DC.) Hutch., C.uhehensis (Engl.) Hutch., C.chrysocarpa (Welw. et Oliv.) Hutch., C.tauchii (Kuntze) Hutch., C.speciosa Hutch.) взяты в понимании И.Хетчинсона,

и три вида (C.homblei (De Wild.) Staner et Leonard, C.grandiflora Staner et Leonard, C.spathulifolia (Kuntze) Staner et Leonard) представляют собой новые комбинации или новоописания. И.Хетчинсон, выделив Clematopsis как самостоятельный род в связи с наличием у этой группы видов черепитчатого почкосложения цветка, одновременно отметил у некоторых видов случаи почкосложения, промежуточного между черепитчатым и створчатым, а также почти типичного створчатого (C.uhehensis), и это противоречило мнению об обособленности Clematopsis от Clematis. Впоследствии черепитчатое почкосложение околоцветника и следы очередного расположения его листочков были неоднократно обнаружены у ряда видов из различных секций — японского C.tosaensis Makino из секции Paratragene, североамериканского C.williamsii A.Gray (Tobe, 1976, 1980), новозеландских C.afoliata Buch. и C.paniculata Thunb. из секции Clematis (Godley, 1977).

Преимущественное большинство видов Clematidinae обладает простым околоцветником, но есть виды (род Naravelia, секции Naraveliopsis и Atragene рода Clematis), цветки которых содержат нестабильное количество лепестковидных стаминодиев. Мнения авторов об эволюционном состоянии околоцветника Clematidinae противоположные. Н.А.Жукова (1958) и М.Тамура (Tamura, 1968а) считают безлепестность в этих группах видов первичной, а наличие венчика — продвинутым признаком. И.Хетчинсон (Hutchinson, 1969) рассматривает стаминодии у вышеназванных групп видов как рудименты. Мы предполагаем, что стаминодиальный венчик в подтрибе Clematidinae — архаизм, так как стаминодии лишены нектарников (Leppik, 1964), и нектар выделяется тычиночными нитями (Erickson, 1943; Keener, 1967). А.Декандоль (DeCandolle, 1824) выделил род Naravelia из состава Clematis на основании таких отличительных признаков, как крупные стаминодии, удлиненные связники тычиночных пыльников и сложные листья из двух сегментов и срединного усика. Детальные исследования отдельных групп рода Clematis показали, что данные признаки не являются диагностичными только для Naravelia. Так, двойной околоцветник присущ также видам секций Atragene и Naraveliopsis, удлиненные связники — видам секций Clematis, Naraveliopsis, листья из двух сегментов и усика — видам секции Viorna (подсекция Crispae).

Еще К.Линнею было известно несколько видов, близких к роду Clematis, но обладающих двойным околоцветником,

и он описал их в качестве рода Atragene. Но уже А.Декандоль счел различия между этими группами видов малосущественными и ввел Atragene в состав Clematis в качестве секции. Впоследствии одни авторы (Kuntze, 1885; Prantl, 1887; Chater et al., 1964; Tamura, 1968a) рассматривали Atragene как секцию Clematis, другие (Бобров и др., 1937; Барыкина, Гуленкова, 1981a) по-прежнему считали Atragene отдельным родом.

Андроцей у видов подтрибы многочленный. У многих видов тычинки с лентовидными нитями и короткими связниками, у некоторых — тычиночные нити узкие, связники удлиненные (продвинутые признаки). У одной части видов тычинки опушенные, у другой — голые, и этот признак чаще всего коррелирует с характером околоцветника, из прямостоячих или отогнутых листочков. Гинецей представлен многочисленными односемянными плодолистиками, плоды-многоорешки, преимущественно с длинными перисто опушенными остями, иногда (секции Viorna, Viticella) плоды голые и с короткими столбиками. У большинства видов подтрибы цветки обоеполые, но есть также однополые (полигамнодвудомные растения) — в секции Naraveliopsis, нескольких подсекциях секции Clematis, так что эволюция цветка шла и в этом направлении. Пыльцевые зерна в подтрибе относятся по своим морфологическим особенностям к трем типам — трехбороздному, многобороздному и многопоровому, среди которых первый тип считается примитивным, последний — продвинутым. Общими чертами пыльцевых зерен всех видов подтрибы являются сфероидальная форма, перфорированные мембраны борозд, шипиковатая или мелкобугорчатая скульптура мезокольпиумов и мезопориумов, толстопокровная густостолбчатая экзина. В литературе есть данные о морфологических особенностях пыльцевых зерен 40 видов Clematis из 9 секций (Kumazawa, 1936; Vishnu-Mitre, Sharma, 1963; Tobe, 1974; Петров, Борисова-Иванова, 1975; Савицкий, 1978, 1982), которые мы могли использовать для своего анализа. Кариотипы видов Clematidinae достаточно хорошо изучены (Gregory, 1941; Болховских и др., 1969; Dennis, 1976).

Почти все виды подтрибы характéризуются единым основным числом хромосом x = 8, а также мономорфным кариотипом из 5 пар метацентрических и 3 пар акроцентрических хромосом. По К.Кинеру (Keener, 1967), виды Clema-

tis из подсекции Integrifoliae обладают 5 парами метацентрических хромосом, но акроцентриков только 2 пары со спутниками, а 8-я пара хромосом субметацентрическая. По данным О.Меурмана и Э.Термана (Meurman, Therman, 1939), у C.integrifolia акроцентриков только пара. Анализируя результаты кариологических исследований видов Clematis, В.Грегори (Gregory, 1941) предположил, что в эволюции и специализации этого рода хромосомные перестройки и особенно полиплоидия не играли существенной роли.

Листья у видов Clematidinae имеют разнообразную форму пластинки — цельную или рассеченную, а также раздельную, в том числе тройчато- или перистосложную, с цельным или зубчатым, иногда глубоколопастным краем. В пределах большинства секций Clematis встречаются виды с листьями всех или многих типов, поэтому форма листовой пластинки является преимущественно видовым признаком. Обычно сложные листья у видов подтрибы состоят из непарного числа сегментов, иногда (все виды Naravelia, а также некоторые виды секции Viorna, например C.pitcheri Torr. et A.Gray) средний сегмент листовой пластинки трансформирован в усик. Уникальные листья у C.afoliata (из секции Clematis) — у них пластинки листьев полностью редуцированы, и функцию ассимиляции выполняют черешки. Исследования М.Тамуры (Tamura, 1963) показали возможную трансформацию исходного тройчатосложного листа Clematis в дважды тройчатый, а также перистосложный лист. Автор рассматривает в качестве наиболее примитивного для Clematidinae простой цельный лист C.alternata Tam., C.henryi и других видов и аргументирует это положение наличием простых цельных листьев у ювенильных особей многих видов, имеющих во взрослом состоянии листья со сложной пластинкой.

Мы не согласны с мнением М.Тамуры. Результаты наших наблюдений, а также данные Р.П.Барыкиной и Н.В.Чубатовой (1981б) показывают, что, действительно, у части видов первые настоящие листья ювенильных растений имеют цельную пластинку, а взрослые растения обладают тройчато- и перистосложными листьями. Но у очень многих видов на ранних стадиях развития тройчато рассеченные или тройчатосложные листья, эта форма листа является, как мы считаем, примитивной. Еще из работ Ф.Стеркса и др. (Sterckx et al., 1897), И.Т.Васильченко (1960) и, главным образом, А.Н.Волосенко-Валениса (1971), изучавшего морфологиче-

ские особенности всходов 104 видов из 10 секций Clematis, было известно, что для этого рода характерны два типа прорастания семян — надземное и подземное. Надземное прорастание считается более примитивным, подземное прорастание рассматривается как продвинутое (Васильченко, 1938). Надземное прорастание встречается у видов секций Viorna, Atragene, Paratragene, Meclatis, Cheiropsis, Fruticella, Lasiantha, Clematis, подземное прорастение — у видов секций Viornae, Viticella, Patentes, Clematis.

Наши исследования листовых серий Clematis, дополненные данными Р.П.Барыкиной и Н.В.Чубатовой (1981а), показали, что у надземно прорастающих видов первые листья, независимо от формы листьев у взрослых растений, имеют трехлопастную пластинку или по крайней мере пластинку с тремя крупными зубцами (C.stans, C.heracleifolia, C.montana, C.macropetala, C.vitalba), а возрастной переход от простых цельных листьев к сложным наблюдается преимущественно у видов с подземным прорастанием, реже встречается у видов с промежуточным котиледонарным прорастанием (C.viorna L., C.viticella, C.recta, C.flammula DC., C.coccinea). Кроме того, отмечена корреляция типа прорастания с типом жилкования листовой пластинки. У первой группы видов жилкование примитивное перистосетчатое, у второй — специализированное перистопетлевидное. Поэтому мы, в отличие от М.Тамуры, рассматриваем цельную пластинку многих видов Clematidinae как вторично упрощенную, одновременно предполагаем, что листья у предковой для подтрибы группы были тройчато рассеченными, как и у предков большинства видов Anemoninae, а также у видов большинства триб и подтриб семейства Ranunculaceae.

Среди видов рода Clematis и всей подтрибы Clematidinae есть значительное количество представителей с кожистой консистенцией листовых пластинок, что и дало основание В.Н.Голубеву и М.А.Бескаравайной (1980) считать, что предки Clematis были вечнозелеными растениями, широко распространенными в тропиках. Детальный анализ рода Clematis показал, что видов с зимнезелеными листьями в нем сравнительно немного, а видов без зимнего покоя, по данным А.Н.Волосенко-Валениса, совсем мало — всего около 5 %, а именно такие виды представляют собой настоящие мегатермы, характерные для тропических условий. Это дает нам основание сомневаться в том, что примитивные Clema-

tis были обычны в тропическом климате раннетретичного периода.

У взрослых растений всех видов подтрибы листья, в том числе и прицветные, имеют супротивное расположение по стеблю (продвинутый по сравнению с очередным листорасположением признак). Прицветные листья у большинства видов Clematis небольших размеров и более простой формы, чем нижние и средние стеблевые листья, т.е. преобладает брактеозный тип соцветий. У некоторых видов рода (из секций Viorna, Atragene, Patentes) прицветники редуцированы, у другой части видов (из секций Cheiropsis, Pseudanemone), наоборот, увеличены и ярко окрашены, приближены к венчику, иногда сросшиеся у основания, реже — почти полностью. Увеличенных размеров прицветники Clematis иногда рассматриваются как прицветное покрывало, что нельзя признать правильным, так как настоящее прицветное покрывало состоит из мутовки, а не пары листьев.

Для уточнения особенностей морфологической эволюции подтрибы Clematidinae значительную ценность представляет находка вида Clematis, имеющего очередное расположение листьев в генеративном состоянии. Это C.alternata — локальный эндемик Восточногималайской провинции Восточноазиатской флористической области, произрастающий в полутенистых кустарниково-опушечных местообитаниях в Центральном Непале на высоте 2,2 тыс. м. При пересмотре М.Тамурой системы рода Clematis (Tamura, 1955) данный вид был выделен в монотипную секцию Archiclematis, впоследствии выведен этим же автором из состава Clematis и описан как монотипный род Archiclematis (Tamura, 1968a, 1970), являющийся, по мнению этого автора, исходным для всей подтрибы. Вскоре после описания C.alternata М.Тамура обнаружил у C.henryi Oliv. и C.lasiandra Maxim. из секции Viorna подсекции Connatae очередное листорасположение на вегетативных побегах взрослых растений (Tamura, 1968a), затем — у всходов и ювенильных растений целого ряда видов из нескольких секций Clematis (Atragene, Cheiropsis, Naraveliopsis — Tamura, 1980a). Подтверждая производный характер супротивного расположения листьев в данной группе видов, результаты исследований М.Тамуры одновременно снижают диагностическую ценность вышерассмотренного признака у C.alternata.

Пересмотр морфологических особенностей цветков, ли-

стьев и плодов, а также побегов C.alternata показал, что они не отличаются от характерных для остальных видов Clematis. Так, околоцветник C.alternata простой, со створчатым почкосложением листочков и их прямостоячим положением в цветке, тычинки опушенные, плодолистики и плоды с длинными остями, перисто опушенными, соцветия верхушечные, малоцветковые. Листья простые, с цельной пластинкой треугольно-сердцевидной формы и крупнозубчатым краем. Растение представляет собой кустарниковую лиану с цепляющимися при помощи листовых усиков побегами (Зиман, 1981а).

Видам Clematis присуще разнообразие генеративных побегов. В морфолого-анатомических работах М.Тамуры (Tamura, 1963) и Х.Тобе (Tobe, 1979, 1980) рассмотрены возможные пути трансформации предположительно исходного для данного рода цимоидного соцветия в дихазий (C.stans), метелку со стерильной верхушкой (виды подсекции Connatae Koehne), одиночный верхушечный (C.fusca) или пазушный (C.alpina) цветок. Исследования М.Тамуры (Tamura, 1968а) показали также связь типа генеративных побегов Clematis и жизненной формы. Так, верхушечные соцветия или одиночные верхушечные цветки чаще всего встречаются у травянистых растений с ежегодным отмиранием надземной части побегов почти до основания (C.recta, C.fusca). У многих видов с одревеснением части надземных побегов генеративные побеги пазушные и несут в терминальной части соцветия или одиночные цветоносы, так как в конце вегетационного периода отмирает только верхняя часть годичного побега и в следующем году в годичные побеги реализуются почки, супротивно расположенные в нижней части прошлогоднего прироста. У некоторых древесно-кустарниковых видов (C.brachiata Thunb.) почки возобновления дают побеги второго порядка, и соцветия или одиночные цветки развиваются из пазух их листьев как побеги третьего и более высокого порядков. Для видов Clematis характерны раннее отмирание верхушечной точки роста главного побега и вильчатое ветвление надземных и подземных побегов следующих порядков, причем часто развивается только одна из двух супротивных побеговых осей. Видам Clematis свойствен безрозеточный тип побегов, иногда образуются полурозеточные или розеточные генеративные побеги второго и следующих порядков (виды секций Atragene, Paratragene, Cheiropsis). Наличие первичной, часто эфемерной розеточной структуры на ранних стадиях

развития главного побега у ряда видов свидетельствует о производном характере безрозеточных побегов Clematis.

Сведения о развитии прикорневых розеточных листьев у всходов C.alpina и C.vitalba есть в работе Р.Стеркса и др. (Sterckx et al., 1897). Р.П.Барыкина и Н.В.Чубатова (1981а) приводят данные об укороченном эпикотиле и розеточной структуре главного побега у 11 видов (C.fruticosa Turcz., C.ligusticifolia Nutt., C.drummondii Torr. et A.Gray, C.serratifolia Rend., C.songarica Bunge, C.orientalis, C.tangutica, C.isphaganica Poirr., C.vitalba, C.stans, C.lasiandra). Мы наблюдали это явление у 9 видов (из 16): C.stans, C.heracleifolia, C.vitalba, C.alpina, C.sibirica, C.macropetala, C.orientalis, C.tangutica, C.montana. Все названные виды Clematis относятся к примитивному надземному типу прорастания, причем у одной части (C.fruticosa, C.ligusticifolia, C.songarica, C.isphaganica, C.orientalis) длительность розеточной фазы главного побега составляет несколько дней, первые настоящие листья парные, супротивно расположены, одинаковых или близких размеров, у другой части (C.heracleifolia, C.stans, C.alpina, C.macropetala, C.vitalba, C.montana) розеточная фаза более длительная и количество листьев в прикорневой розетке нечетное. У видов с подземным, а также промежуточным котиледонарным прорастанием эпикотиль хорошо выражен, длиной 5—15 мм, а главный побег с самого начала развивается как безрозеточный, с междоузлиями длиной 3—10 мм и исходно супротивным расположением первых листьев.

Для уточнения эволюционных тенденций в подтрибе Clematidinae представляется значительной недавно рассмотренная нами (Зиман, 1981а) полурозеточная структура побегов взрослых растений у C.ranunculoides Franch. Жизненная форма этого вида описана на основании анализа трех гербарных листов в коллекции БИНа АН СССР: сборы П.Делавая (Delavay) 1885 и 1887 гг. из Парижского музея и сборы М.Форреста (Forrest) № 30644 из Эдинбургского ботанического сада. Это травянистый поликарпик с прямостоячими простыми побегами высотой 40—50 см. Большинство листьев сосредоточено в прикорневой розетке, они расположены накрест супротивно, имеют тройчатосложную пластинку с клиновидно-ромбическими крупнозубчатыми сегментами, кожистые. Стебли почти безлистные, заканчиваются малоцветковыми брактеозными соцветиями с мелкими прицветными листьями, тройчато раздельными, с линейными

сегментами. Цветки с простым околоцветником из прямостоячих листочков, множеством опушенных тычинок и плодолистиков с длинными остями.

C.ranunculoides является локальным эндемиком Сикано-Юньнаньской провинции (Franchet, 1886; Handel-Mazzetti, 1939) и произрастает в опушечно-кустарниковых местообитаниях горно-лесного пояса на высоте 1,5—2 тыс. м. Род Clematis — один из немногих в семействе Ranunculaceae, содержащий виды с травянистыми и древесными побегами, а также с прямостоячей и лианной формой их роста. Одревеснение надземной части побегов в различной степени и соответственно полукустарничковая, полукустарниковая, кустарниковая и древовидная (с длиной побегов в пределах 10–20 м) жизненные формы отмечены в 15 биоморфогруппах рода, лианная форма роста побегов характерна для части видов секций Viorna и Clematis, всех видов секций Atragene, Paratragene, Meclatis, Viticella, Cheiropsis, Naraveliopsis, Lasiantha, родов Naravelia, Archiclematis. Многолетними травами являются виды части секций Viorna и Clematis, прямостоячими побегами обладают некоторые виды секций Viorna и Clematis, все виды секций Pseudanemone и Fruticella. Виды Clematis, относящиеся к древесно-кустарниковой жизненной форме, в настоящее время широко распространены на земном шаре, кроме того, они произрастают на территориях с тропическим и субтропическим климатом. Именно это является, по мнению В.Н.Голубева и М.А.Бескаравайной (1980), аргументом для рассмотрения древесно-кустарниковых лиан в качестве исходного биоморфотипа в роде Clematis, связи его происхождения с палеогеновой тропической и субтропической флорами, а также предположения, что широкое распространение анцестральной древесно-кустарниковой формы на земном шаре предшествовало дифференциации биоморфотипов Clematis. Этим положениям В.Н.Голубева и М.А.Бескаравайной противоречат данные анатомического строения стеблей у древесно-кустарниковых видов (C.sibirica, C.tangutica — Куклина, 1961; Tamura, 1964): ксилема и флоэма в стеблях расположена не всплошную, а в виде отдельных пучков, как у травянистых растений, наличие прямостоячих побегов на ранних возрастных стадиях лианных видов, а также то, что C.ranunculoides, жизненную форму которого мы считаем реликтовой, является травянистым растением с прямостоячими побегами. У взрослых растений видов Clematis

мы не обнаружили стержневую корневую систему, а наличие ее у некоторых видов на ранних стадиях развития позволяет считать этот тип исходным для всего рода.

Род Clematis состоит, в трактовке М.Тамуры (Tamura, 1968а), из 12 секций. Из них секции Clematis и Viorna — многовидовые гетероморфные, другие секции преимущественно олиготипные. Секция Viorna содержит 7 подсекций и включает около 100 видов, распространенных во многих флористических провинциях Северного полушария. Подсекция Connatae включает около 40 видов (C.acuminata DC., C.connata DC.), произрастающих преимущественно на западе Восточноазиатской области в тенистых горно-лесных местообитаниях умеренного и субтропического климата на высоте 2–3 тыс. м (китайские провинции Юньнань, Сычуань, Ганьсу, а также Япония, Зондские острова) и представляющих собой кустарниковые или полукустарниковые лианы с вьющимися стеблями и черешками тройчато- или перистосложных листьев и пазушными соцветиями без прицветных листьев. Виды подсекции Tubulosae Decne (C.tubulosa Turcz., C.heracleifolia и др.) распространены в полутенистых опушечно-кустарниковых местообитаниях умеренной зоны Восточной Азии и являются прямостоячими полукустарничками с тройчато- или перистосложными листьями и верхушечными, а также пазушными соцветиями. Надземные побеги высотой 40—60 см одревесневают до высоты 2—5 см. Для видов обеих подсекций характерны надземное прорастание и первичная эфемерная прикорневая розетка листьев.

Виды подсекции Crispae Prantl (C.crispa L., C.fusca) дизъюнктивно распространены в кустарниково-опушечных полутенистых местообитаниях в Восточной Азии и Северной Америке и представляют собой цепляющиеся или прямостоячие полукустарнички со стеблями высотой 50—200 см. Перистосложные листья заканчиваются усиками, цветки одиночные, верхушечные или пазушные. Близкая жизненная форма характерна для видов подсекции Viorna (C.coccinea) из открытых горно-петрофитных местообитаний Северной и Средней Америки.

Подсекция Integrifoliae состоит из нескольких видов (C.integrifolia, C.ochroleuca Ait.) — прямостоячих травянистых растений или полукустарничков с цельными листьями и одиночными цветками, верхушечными или пазушными, дизъюнктивно распространенных в открытых местообитаниях Ев-

разии и Северной Америки. Виды подсекций Crispae, Viornae, Integrifoliae характеризуются подземным прорастанием. Прямостоячими травянистыми растениями с одиночными верхушечными цветками являются виды эндемичных для Северной Америки подсекций Baldwinii Ericks. (C.baldwinii Torr. et A.Gray) и Hirsutissimae Ericks. (C.hirsutissima Pursch.), произрастающие в открытых сухих местообитаниях. У C.baldwinii листья цельные, у C.hirsutissima — перистосложные. Цветки видов секции Viorna обладают простым околоцветником из прямостоячих листочков, тычинки и плодолистики опушенные, у видов подсекции Tubulosae есть тенденция к двудомности.

Секция Paratragene включает 5 видов (C.barbellata Edgew., C.tosaensis), произрастающих в горно-лесных местообитаниях Восточной Азии (Северо-Западная Индия, Япония) на высоте 3—4 тыс. м и близких по признакам цветка (прямостоячие листочки простого околоцветника, опушенные тычинки) к видам секции Viorna, но плоды с голой остью. По признакам жизненной формы (кустарниковые лианы с надземным прорастанием, вьющимися побегами второго порядка, тройчато- или перистосложными листьями и пазушными соцветиями) эти виды ближе всего к видам подсекции Connatae.

Секция Patentes монотипная, из эндемичной для востока Восточноазиатской области (Северо-Восточный Китай, Корейский полуостров, Япония) C.patens Morr. et Decne — цепляющейся кустарниковой лианы с побегами длиной около 4 м, перистосложными листьями с вьющимися черешками и одиночными верхушечными цветками.

Секция Atragene состоит из C.alpina, C.macropetala, C.sibirica, дизъюнктивно распространенных в лесном и субальпийском поясе гор умеренной зоны Евразии и Северной Америки. Для видов этой секции, представляющих собой цепляющиеся кустарниковые лианы с тройчато- или перистосложными листьями, пазушными одиночными цветками или метельчатыми соцветиями без прицветных листьев, характерны надземное прорастание, первичная прикорневая розетка листьев, цветки с двойным околоцветником из прямостоячих листочков, опушенные тычинки (рис. 20).

20 Рисунок

Виды секции Naraveliopsis (C.smilacifolia, C.filamentosa Dunn.) — кустарниковые или древесные лианы с побегами длиной 5—15 м, тройчатыми листьями с цельными кожисты

ми сегментами, пазушными дихазиями или одиночными цветками. Цветки с двойным околоцветником, удлиненными связниками тычинок. Произрастают в горных лесах умеренного и субтропического климата Восточной и Юго-Восточной Азии. Виды Naravelia (N.dasyneura Korth., N.laurifolia Wall. и др. — всего 7 видов) близки к видам Naraveliopsis по морфологическим особенностям цветка (двойной околоцветник, удлиненные связники тычинок) и жизненной формы (древесно-кустарниковые лианы с пазушными соцветиями), а также экологии и географии (произрастают во влажно-лесных местообитаниях Юго-Восточной Азии).

Секция Meclatis состоит из подсекций Orientales Prantl u Tangutica Prantl и включает около 10 видов (C.orientalis, C.glauca Willd., C.tangutica и др.) цепляющихся полукустарничковых лиан с надземным прорастанием, одревеснением надземных побегов у основания, тройчато- и перистосложными листьями, верхушечными и пазушными соцветиями, распространенных в полутенистых низкогорных и равнинных местообитаниях Восточной, Малой и Средней Азии, Кавказа, Южной Европы и Африки. Для видов Meclatis характерны надземное прорастание и первичная розетка прикорневых листьев.

Секция Cheiropsis включает около 10 видов (C.cirrhosa L., C.montana, C.balearica Rich. и др.), приуроченных к полутенистым сухим местообитаниям Восточной, Средней и Малой Азии, Южной Европы, Африки, а также Южной Америки и являющихся цепляющимися древесными лианами с побегами 6—8 м, тройчато- или перистосложными листьями и пазушными соцветиями, реже пазушными одиночными цветками. Для видов этой секции характерны надземное прорастание, сросшиеся в бокаловидное покрывало крупные прицветные листья, цветки с отогнутыми чашелистиками и голыми тычинками.

Секция Viticella включает 5 видов (C.viticella, C.florida и др.) цепляющихся полукустарниковых лиан с перистосложными листьями, пазушными соцветиями или одиночными цветками, распространенных в полутенистых среднегорных местообитаниях Восточной, Средней и Малой Азии, Южной Европы, Северной Америки. Эти виды характеризуются подземным прорастанием, цветки у них с отогнутыми чашелистиками, голыми тычинками и плодолистиками.

Секция Clematis состоит из 8 подсекций и содержит около

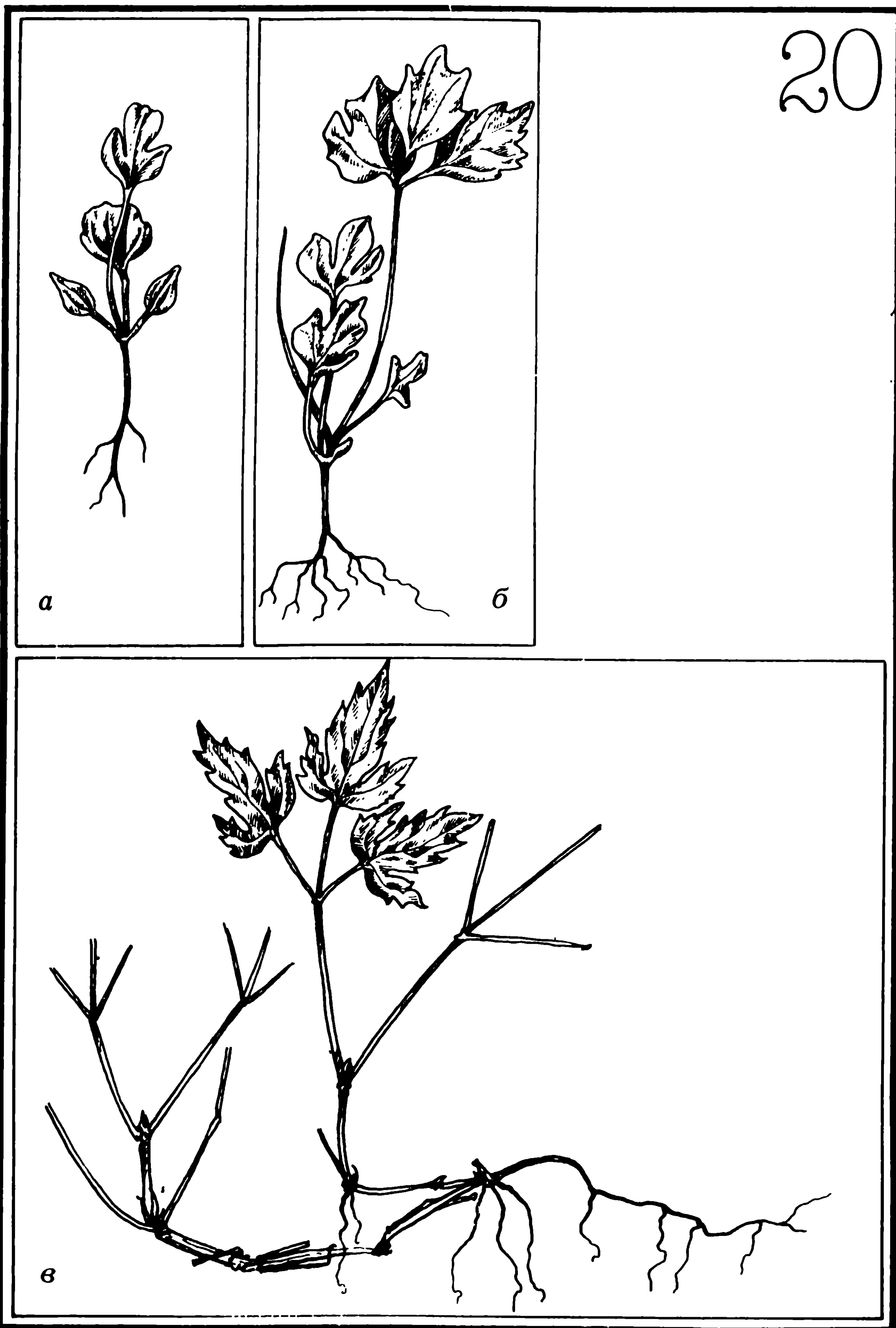


Рис. 20. Основные возрастные состояния Clematis alpina:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в* – генеративное растение

150 видов, распространенных на всех континентах земного шара, в том числе являющихся единственными представителями семейства Ranunculaceae в составе тропических флор Южной Америки, Австралии и др. Среди видов этой секции почти нет травянистых растений, и продвинутые морфологические признаки преобладают как у вегетативных органов (подземное прорастание, лианная форма роста, одревеснение надземных побегов), так и у генеративных (простой околоцветник, отогнутые чашелистики, голые тычинки, однополые цветки).

Для подсекции Vitalbae Prantl, состоящей из дизъюнктивно распространенных в Евразии и Африке кустарниковых лиан с тройчатосложными листьями и пазушными соцветиями C.vitalba L., C.grata, C.brevicaudata DC. и др. (всего около 60 видов), характерны такие примитивные признаки, как полурозеточная структура боковых побегов, эфемерная розеточная структура главного побега и надземное прорастание. Цветки обоеполые, их тычинки с тонкими нитями и расширенными пыльниками.

Подсекция Rectae Prantl (из C.recta, C.paniculata, C.delavayi Franch.) также многовидовая — включает около 50 видов с близкими признаками цветка (удлиненные пыльники тычинок) и листьев (из цельных кожистых сегментов), распространенных в полутенистых и тенистых местообитаниях среднего и нижнего горных поясов, а также равнин Евразии и Северной Африки. В состав подсекции входят виды с различными жизненными формами — цепляющиеся или прямостоячие, кустарниковые, полукустарниковые, а также травянистые растения с побегами длиной от 50 см до 10 м, тройчато- или перистосложными листьями и цветками в верхушечных или пазушных метельчатых соцветиях. Одна часть видов (C.recta, C.paniculata) характеризуется подземным (рис. 21), другая (C.songarica, C.apiifolia DC.) — надземным прорастанием.

Рисунок 21

Подсекции Angustifoliae Prantl и Crassifoliae Prantl монотипные, эндемичные для Восточной Азии. Первая из них представлена C.angustifolia Jacq. — прямостоячим полукустарничком из открытых местообитаний с перистосложными листьями из узколанцетных сегментов и верхушечными соцветиями, вторая C.crassifolia Benth. из опушечно-лесных местообитаний, кустарниковая лиана с тройчатыми листьями и пазушными соцветиями.

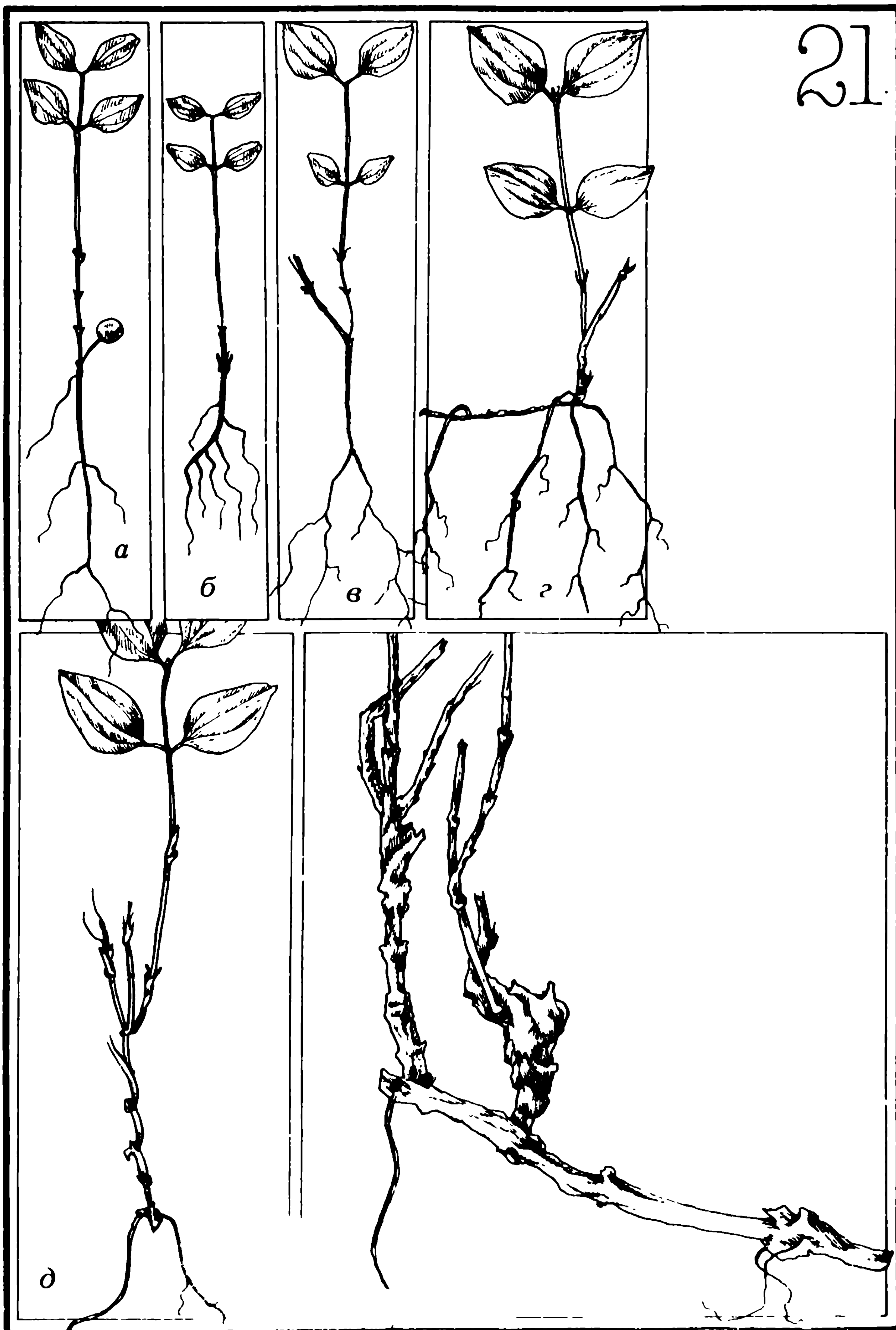


Рис. 21 Основные возрастные состояния *Clematis recta*:
а — проросток, *б, в* — ювенильные растения, *г* — виргинильное растение, *д* — генеративные растения

Подсекция Pierotinae Prantl олиготипная (из C.pierotii Miq.). Представлена кустарниковыми лианами с тройчатыми листьями и пазушными соцветиями, распространенными в Юго-Восточной Азии.

Виды подсекций Dioicae Prantl (C.dioica), Papuasicae Eichl. (C.papuasica Merr. et Perry), Aristatae Prantl (C.aristata) произрастают в горных лесах субтропической и тропической зон и представляют собой древесные, кустарниковые или полукустарниковые лианы с цельными, тройчато- или перистосложными листьями и пазушными соцветиями преимущественно однополых цветков с простым околоцветником. Подсекция Papuasicae эндемична для Новой Гвинеи и прилегающих островов, виды Dioicae и Aristatae обладают дизъюнктивным ареалом, охватывающим Юго-Восточную Азию, Новую Зеландию, Австралию, Южную и частично Северную Америку.

Виды секции Fruticella Tam., выделенной из подсекции Rectae (C.fruticosa, C.asplenifolia Schrenk.), представляют собой прямостоячие полукустарнички с побегами высотой 60—100 см, цельными, тройчато- или перистосложными листьями и верхушечными соцветиями, надземным прорастанием, приуроченные к открытым сухим местообитаниям Азии (Сибирь, Монголия, Китай, Корейский полуостров). Цветки с отогнутыми листочками простого околоцветника, голыми тычинками, обоеполые.

Секция Lasiantha состоит из C.lasiantha и C.ligusticifolia Nutt, эндемичных для юго-запада США (Калифорния) — кустарниковых лиан с надземным прорастанием, тройчатосложными листьями, пазушными соцветиями двудомных цветков.

Виды Clematopsis (= Pseudanemone) распространены в Центральной и Южной Африке, на Мадагаскаре, тенистых лесных или полутенистых саванных местообитаниях среднего и нижнего горных поясов и являются прямостоячими травянистыми растениями или полукустарничками с надземными побегами высотой 40—70 см, перистосложными или цельными листьями, верхушечными соцветиями или одиночными цветками с простым околоцветником, прямостоячими листочками, опушенными тычинками и длинными столбиками плодолистиков.

Из проведенного обзора жизненных форм и наиболее существенных признаков генеративных органов видно, что структура рода Clematis и всей подтрибы Clematidinae требует пересмотра. По соотношению примитивных и продвинутых признаков вегетативных и генеративных органов низкое эво-

люционное состояние в пределах подтрибы отмечено у групп Clematopsis, Archiclematis, Clematis ranunculoides из подсекции Connatae, а также секции Paratragene и части секции Viorna. Преобладанием продвинутых признаков характеризуются секции Patentes, Lasiantha, Viticella и в значительной степени Clematis.

Виды Clematis распространены в большинстве флористических областей земного шара, в том числе на территории Евразии около 200 видов из 19 секций, Северной Америке — 50 видов из 5 секций, Африке — 20 видов из 3 секций, Австралии и Новой Зеландии — 20 видов из одной секции (Clematis). Наиболее крупным центром современного распространения видов этого рода является Восточноазиатская флористическая область.

Подтриба Kingdoniinae Janchen

Подтриба Kingdoniinae Janchen представлена монотипным родом Kingdonia Balf. et Smith, эндемичным для запада Восточноазиатской области (китайские провинции Юньнань, Сычуань, Ганьсу, Шенси) и произрастающим в горно-лесных тенистых местообитаниях умеренного климата на высоте 3—4,6 тыс. м.

Род Kingdonia состоит из K.uniflora Balf. et Smith, морфологические особенности которого изучали ряд авторов (Janchen, 1949; Foster, 1959, 1962; Foster, Arnott, 1960; Chang, 1982).

Мы рассмотрели, кроме литературных данных, гербарный образец этого вида № 425 в коллекции БИНа АН СССР (обзор K.C.Kuan в провинции Сечуань) и отмечаем, что это розеточный симподиальный длиннокорневищный придаточнокорневой травянистый поликарпик, генеративные побеги которого представляют собой безлистные стрелки с одиночными верхушечными цветками и одним прикорневым листом с длинным черешком и пальчато рассеченной пластинкой (диаметром около 5 см), 6—12 пленчатыми ланцетными листьями (длиной 5—8 мм). Вегетативные побеги однолистные, подземная часть побегов многолетняя и представляет собой гипогеогенное плагиотропное корневище, длинное, тонкое, рассеянно ветвящееся, с мелкими чешуевидными катафиллами. Придаточные корни тонкие и размещены на узлах и междоузлиях корневища. Цветки актиноморфные ациклические, с околоцветником из 4—5 чашелистиков, широко-

ланцетных с длиннозаостренной верхушкой и 13—18 более мелких лепестковидных стаминодиев. Тычинок 3—8, плодолистиков 4—9, свободных, содержащих одиночные семязачатки. Плоды — многоорешки. Пыльцевые зерна 3-бороздного типа, с ямчато-сетчатой экзиной. Основное число хромосом x = 9 (Chang, 1982) для трибы Anemoneae и подсемейства Ranunculoideae не характерное, хромосомы мелкие. Для K.uniflora характерно открытое дихотомическое жилкование листовых пластинок, у других родов семейства Ranunculaceae не встречающееся, что дало основание А.Фостеру (Foster, 1959, 1962) сравнивать это жилкование с реликтовым дихотомическим жилкованием у Ginkgo biloba. В действительности у K.uniflora, по А.Л.Тахтаджяну (1966), дихотомически ветвятся только жилки отдельных сегментов листа, а общее жилкование вполне типично для представителей Ranunculaceae: есть главная жилка, от основания которой отходят две боковые.

Триба Ranunculeae DC.

Триба Ranunculeae включает 3 подтрибы, Adonidinae Janchen, Trautvetterinae Tam., Ranunculinae Lotsy.

Подтриба Adonidinae

Подтриба Adonidinae состоит из 2 родов, Adonis L. и Callianthemum C.A.Mey., общими морфологическими признаками которых являются ациклические цветки с двойным околоцветником, плоские лепестки которого крупнее листочков чашечки, а также наличие в плодолистиках нескольких семязачатков, но плоды — односемянные орешки.

Род Adonis состоит из 30 видов, распространенных в Евразии и на севере Африки. Это один из наиболее детально изученных родов семейства Ranunculaceae, так как сведения о его видах содержатся в ряде флористических сводок, и есть значительное число специальных работ по отдельным видам и группам видов Adonis. Значительный интерес представляют публикации последних лет, в которых рассмотрены результаты изучения морфолого-биологических особенностей (побегообразование, строение почек возобновления, большой жизненный цикл, ритмы цветения) трех видов Adonis: A.turkestanica (Korsch.) Adolf (Абдухамидов, и др., 1976; Кабулов, 1977), A.chrysocyatha Thom. et Hook. (Джалалов, 1968; Трулевич, 1974; Пошкурлат, 1973), A.verna-

lis (Голубев, 1962; Пошкурлат, 1975; Дударь, 1968) Разработанная А.Декандолем (DeCandolle, 1824) система рода Adonis из двух секций (Consiligo и Adonis=Adonia) является до настоящего времени общепринятой. В секцию Consiligo отнесены виды с многолетними корнями и согнутыми столбиками плодов, в секцию Adonis — виды с однолетними корнями и плодами с прямыми столбиками. Впоследствии оказалось, что виды выделенных А.Декандолем секций отличаются также другими существенными признаками. Так, виды Consiligo представляют собой многолетние растения, их сборные плоды шаровидной или почти шаровидной формы, а плодики с более или менее гладкой поверхностью, семязачатки прямые, в то время как виды Adonis — однолетники с удлиненно-цилиндрическими сборными плодами, а плодики снабжены выростами, семязачатки согнутые. Кроме того, виды Consiligo — диплоиды, Adonis — полиплоиды (Шлангена, 1974, 1975; Шрагер, 1980).

В связи с четкими различиями видов Adonis и Consiligo Э.Шпах (Spach, 1839) предложил оставить в составе рода Adonis только группу однолетников, а многолетние виды — выделить в род Adonanthe. В качестве самостоятельного рода Chrysocyathus Falc. был описан также один из многолетних видов, A.chrysocyatha (Falconer, 1839) Исследователи рода Adonis неоднократно рассматривали внутрисекционную структуру группы многолетних видов. Н.А.Адольф (1930) выделила в пределах секции Consiligo 5 групп видов. Южноевропейская группа (из A.distorta, A.cyllenea Boiss., A.pyrenaica Boiss.) характеризуется сравнительно крупными плодами без опушения и листьями с длинными черешками; китайско-тибетская группа (A.chrysocyatha, A.coerulea Maxim., A.brevistyla Franch., A.delavayi Franch., A.davidi Franch.) обладает более мелкими опушенными плодами, нижними чешуевидными и средними стеблевыми черешковыми листьями; дальневосточные виды (A.amurensis Regel et Radde, A.barthei Franch., A.ramosa Franch.) характеризуются мелкими опушенными плодами, нижними чешуевидными, средними черешковыми листьями; евразиатская группа (из A.vernalis, A.wolgensis, A.sibirica Patr.) с мелкими опушенными плодами, нижними чешуевидными и средними сидячими листьями. Среднеазиатская группа (из A.turkestanica, A.tianschanica (Adolf) Lipschitz) отличалась от предыдущей группы направлением роста корневищ.

Е.Г.Бобров (Бобров и др., 1937) описал во флоре Советского Союза три ряда многолетних видов Adonis, положив в основу их выделения морфологические особенности листьев. Ряд Petiolatae Bobr. включал A.chrysocyatha и A.amurensis с длинночерешковыми прикорневыми и стеблевыми листьями, ряд Apennini Bobr. — виды с сидячими перисто рассеченными листьями и соответствовал среднеазиатской группе Н.А.Адольф. Ряд Vernales Bobr. характеризовался сидячими пальчато рассеченными листьями и соответствовал евразиатской группе. К сожалению, во внутрисекционную систему Consiligo Е.Г.Боброва не вошли южноевропейские и китайско-тибетские виды, отсутствующие на территории СССР. Кроме того, дальневосточный A.amurensis отнесен в один ряд с A.chrysocyatha, несмотря на отсутствие развитых прикорневых листьев, А.П.Пошкурлат (1973, 1977, 1982) расширила подходы к внутрисекционной систематике многолетних Adonis, введя в их диагностику признаки побегов, а также высказала предположения о филогенетических отношениях групп видов Adonis, облике предка этого рода, возможных путях расселения его производных групп. В трактовке этого автора секция Consiligo включает две подсекции, Rosulatae Poschkurl. и Vernales Poschkurl., а также 5 рядов, в том числе 3 ряда, описанные Е.Г.Бобровым, и 2 новые, Amurenses Poschkurl. и Coeruleae Poschkurl., соответствующие дальневосточной и китайско-тибетской группам Н.А.Адольф.

Подсекция Rosulatae состоит из ряда Petiolatae, виды которого, средне-центральноазиатский A.chrysocyatha и южноевропейские A.distorta и другие, характеризуются полурозеточной структурой побегов и вертикальным направлением роста корневищ, подсекция Vernales включает 4 ряда безрозеточных видов. Для ряда Apenninae, кроме сидячих средних стеблевых листьев, оказались характерными вертикальные, для ряда Vernales — косогоризонтальные корневища. Ряд Amurenses представлен видами со стеблевыми листьями и вертикальными корневищами, ряд Coerulea представлен видами с черешковыми стеблевыми листьями и горизонтальными корневищами. Интересна трактовка Т.И.Серебряковой (1977) эволюционного значения перестроек большого жизненного цикла у видов Adonis, по которой эволюция шла от полурозеточных полициклических закрытых побегов A.chrysocyatha к безрозеточным моно- или дициклическим открытым побегам A.vernalis, а затем к однолетникам.

Наш сравнительно-морфологический анализ рода Adonis преследовал цель пересмотра эволюционной значимости признаков вегетативных и генеративных органов, а также уточнения внутриродовых связей.

Описав ранее неизученную форму A.wolgensis (Зиман, 1972, 1976а), мы рассмотрели, преимущественно по гербарным материалам, биоморфоструктуры взрослых растений всех видов этого рода с выделением 7 биоморфогрупп (Зиман, 1981б). В последующие годы мы детализовали изучение морфологических особенностей видов Adonis, в том числе обратили внимание на генеративные органы и наблюдали в природе особенности онтоморфогенеза у 4 видов (A.vernalis, A.wolgensis, A.flammeus L. — на Украине, A.turkestanica — на Памиро-Алае (перевал Хобу-Рабат).

Все виды Adonis являются травянистыми растениями с прямостоячими стеблями, верхушечными одиночными цветками и очередным расположением листьев. Корневая система у однолетних видов стержневого типа, взрослые растения многолетних видов характеризуются придаточно-корневой системой, причем у большинства видов главный корень отмирает в ювенильной фазе, у некоторых видов (A.turkestanica, A.chrysocyatha) главный и придаточные корни существуют одновременно до начала генеративного состояния, у A.coerulea они есть и у генеративных растений. Листья у проростков и ювенильных растений большинства видов тройчатолопастные или тройчато раздельные, у взрослых растений — с многократно перисто- или пальчато-раздельной пластинкой. Прикорневые листья у большинства видов редуцированные, в виде пленчатых чешуй широколанцетной формы, у нескольких видов они состоят из черешка и пластинки. Соответственно побеги видов с черешковыми прикорневыми листьями характеризуются полурозеточной структурой, побеги с пленчатыми прикорневыми листьями безрозеточные. Наличие у второй группы видов Adonis на ранних стадиях развития побегов с прикорневой розеткой листьев позволяет считать, что в данном роде безрозеточные побеги производны от полурозеточных. У многих видов Adonis главный побег открытый, моно или дициклический, так же как и побеги следующих порядков. Все побеги характеризуются удлиненными междоузлиями, возобновляются и нарастают симподиально. У A.chrysocyatha главный побег закрытый, многолетний. Цветки всех видов Adonis со спиральным рас-

положением элементов, нестабильным числом чашелистиков, плоскими лепестками без нектарников, тычинок 80—120, плодолистиков 30—40. Плоды — многоорешки с короткими столбиками.

Пересмотр гербарных образцов видов Adonis показал вариабельность многих морфологических признаков плодов, считавшихся для данного рода диагностичными. Так, линейные размеры плодов у южноевропейских видов (A.distorta и др.), признанных в роде Adonis самыми крупными, находятся в пределах 5—8 мм. Плоды других видов секции Consiligo (A.vernalis), считающиеся мелкими, уступают им в размерах совсем немного. Значительно варьируют также признаки опушения плодов.

Род Adonis состоит из 4 биоморфогрупп многолетних и 3 групп однолетних видов. Одна из биоморфогрупп многолетников частично соответствует ряду Petiolatae, так как включает A.chrysocyatha и A.nepalensis Sim. Эти виды распространены в Ирано-Туранской области (Гималаи, Тибет, Тянь-Шань) и произрастают в субальпийском и альпийском поясах на высоте 2,5—4 тыс. м. По литературным данным, прорастание A.chrysocyatha надземное и проростки обладают сросшимися в трубку черешками семядолей. Их пластинки продолговатые, с округлой верхушкой, гипокотиль короткий, первичный корешок очень тонкий. Первый лист имеет пальчато рассеченную пластинку диаметром 5—10 мм. Главный побег ювенильных растений состоит из укороченных 1—2-листных годичных побегов и развивается как моноподиальный. Главный корень хорошо выражен. Виргинильные растения отличаются большим количеством розеточных листьев, их формой (перисторассеченные) и размерами. Наряду с главным корнем есть большое количество придаточных корней.

После реализации верхушечной почки главного побега в полурозеточный генеративный побег его наземная часть отмирает, и растения переходят к симподиальному возобновлению и нарастанию побеговой оси за счет развития боковых побегов. Длительность жизни главного побега более 30 лет, а побегов следующих порядков — всего 2 или 3 года. Для взрослых генеративных растений этого вида характерны полурозеточные симподиальные многолетние побеги и придаточная корневая система. Многолетние базальные части побегов погружаются в почву, их длина составляет 25—50 см, они сохраняют ортотропное направление роста и с возрастом

партикулируют. Прикорневые листья дважды или трижды перисто раздельные, их 5—7, с пластинкой длиной 20—30 см и черешками длиной около 15 см. Вегетативные годичные побеги розеточные, генеративные — полурозеточные, с 3 или 4 стеблевыми короткочерешковыми листьями и верхушечными одиночными цветками.

К этой жизненной форме полурозеточных вертикально-корневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков А.П.Пошкурлат (1973б, 1977) относит также A.cyllenea, A.distorta, A.pyrenaica, для генеративных побегов которых характерна полурозеточная структура. Эти виды отличаются от A.chrysocyatha эколого-географическими особенностями (распространены в горно-петрофитных открытых сухих местообитаниях юга Европы, Испании, Греции, Италии, на высоте 1,5—3 тыс. м), меньшим количеством прикорневых листьев с развитой пластинкой (всего 2 или 3). Часть листьев прикорневой розетки у них имеет вид пленчатых чешуй, а корневища длиной 3—7 см — восходящее направление роста.

Следующая биоморфогруппа многолетних видов Adonis состоит из безрозеточных во взрослом состоянии видов, на ранних стадиях онтоморфогенеза которых наблюдается розеточная фаза. Возрастные изменения жизненной формы этой группы видов рассмотрены нами на примере A.wolgensis и A.vernalis. Проростки обладают, по нашим данным, семядолями с продолговатой формы пластинками длиной около 10 мм и черешками длиной 7—10 мм, сросшимися только у основания. Главный побег развивается как укороченный только в первые недели после прорастания. Тогда он несет первый лист с пластинкой трехлопастной формы, образующий вместе с семядольными листьями эфемерную прикорневую розетку. Вскоре верхушечная почка главного побега реализуется в вегетативный удлиненный побег с 3—5 мелкими сидячими листьями и с пальчато рассеченной пластинкой. Терминальная часть главного побега отмирает в конце первого вегетационного периода (т.е. он является открытым), базальная часть длиной 5—10 мм погружается в почву. Для ювенильных растений характерны ежегодное симподиальное нарастание и возобновление годичных удлиненных побегов. Нижние листья пленчатые, верхние пальчато-перистораздельные сидячие. Базальные части побегов прошлых лет образуют корневище с восходящим направлением роста (длиной 5—

15 мм, диаметром 3—4 мм). Корневая система состоит из придаточных корней. При переходе растений в генеративную фазу развития характер побегообразования несколько изменяется, так как наблюдаются реализация большого числа почек обогащения и связанное с этим интенсивное ветвление годичных побегов. Кроме того, в генеративной фазе становится заметные процессы отмирания базальной части корневищ и деления его на партикулы.

Вегетация начинается в начале апреля и длится у взрослых растений до начала или середины августа, у ювенильных растений — до середины июня. Цветение в апреле и длится 3—4 недели. Растения характеризуются постфлоральным развитием надземных побегов.

К данной жизненной форме следует, кроме видов ряда Vernales, отнести также виды ряда Amurenses (A.amurensis и др.), произрастающие на востоке Восточноазиатской области, отличающиеся, по данным А.П.Пошкурлат (1973а), характером средних стеблевых листьев (черешковые) и направлением роста корневищ. По нашему мнению, у видов обоих рядов однотипны монокарпические побеги (удлиненные однолетние с пленчатыми чешуевидными листьями у основания) и многолетние (короткие восходящие эпигеогенные корневища), так же как и корневые системы (состоит из темных шнуровидных придаточных корней) и плоды (мелкие опушенные с короткими согнутыми столбиками).

Виды ряда Apenninae (A.turkestanica и др.) произрастают в горно-луговых местообитаниях запада Восточной Азии, востока Ирано-Турана и в Сибири, близки к видам ряда Vernales по некоторым морфологическим признакам. Так, побеги генеративных растений безрозеточные, главный побег, как и побеги следующих порядков открытый, дициклический, стеблевые листья сидячие, плоды мелкие опушенные с короткими столбиками. Подземные побеги с возрастом партикулируют, а главный корень заменяется системой придаточных корней (рис. 22). 22 *Рисунок*

Виды Apenninae отличаются более длительным существованием розеточной фазы главного побега (на протяжении всей ювенильной фазы), а также ортотропным положением эпигеогенного короткого корневища. Различны у видов рядов Vernales и Apenninae экологические особенности.

Следующая биоморфогруппа секции Consiligo соответствует ряду Coerulea и состоит из безрозеточных видов

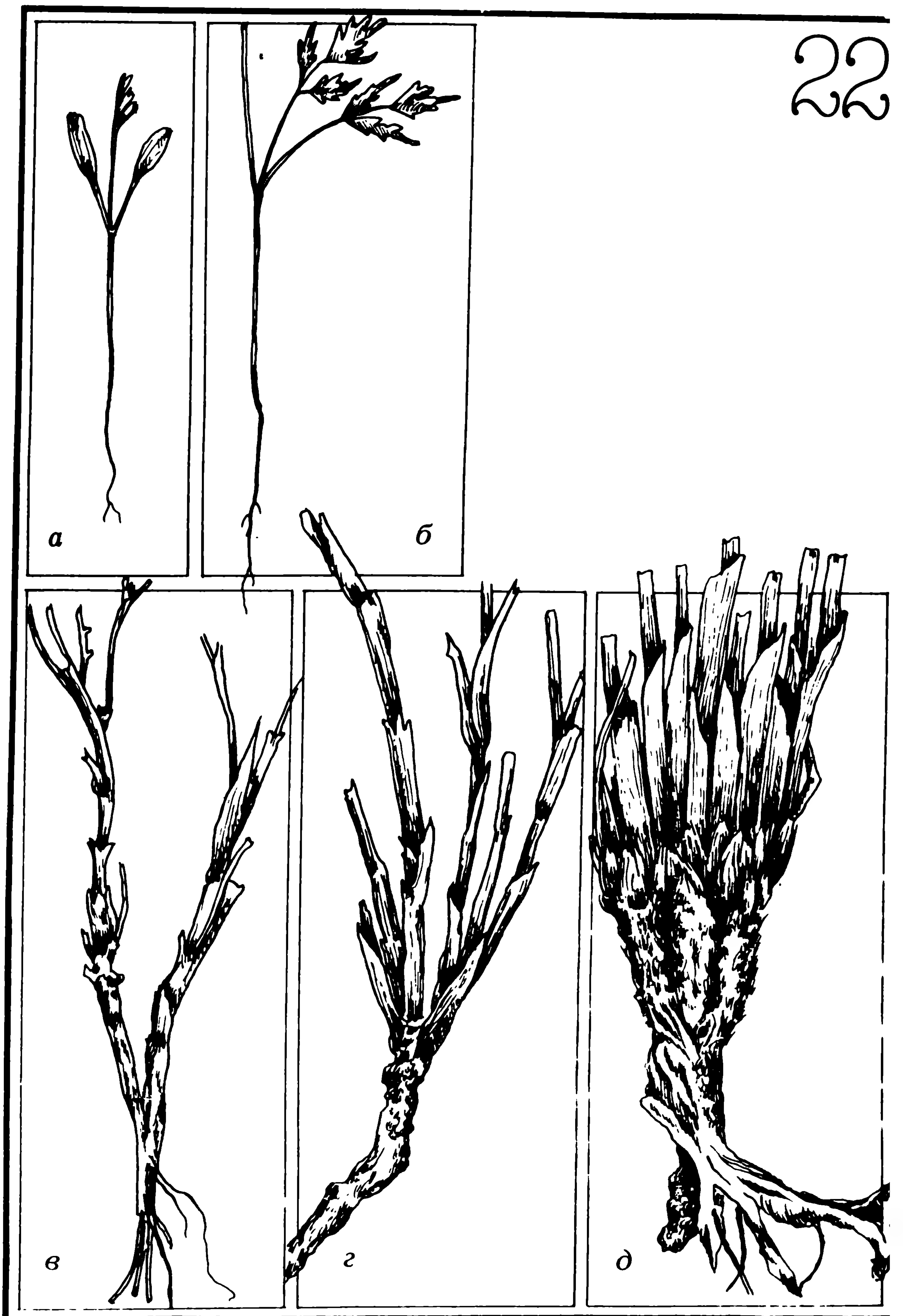


Рис. 22. Основные возрастные состояния Adonis turkestanica:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в*, *д* – генеративные растения

(A.coerulea, A.davidi, A.delavayi, A.brevistyla), взрослые растения которых характеризуются подземными ортотропными побегами длиной 15—30 см, длинночерешковыми стеблевыми листьями и частично сохраняют стержневую корневую систему. Плоды голые, с короткими согнутыми столбиками. Виды Coerulea произрастают в горно-лесном, субальпийском и альпийском поясах (на высоте 1,5—4,7 тыс. м) на востоке Ирано-Туранской (Тибет и Монголия) и западе Восточноазиатской (Сикано-Юньнаньская и Центральнокитайская провинции), областей.

Секция Adonis состоит из трех биоморфогрупп. Первая из них представлена полурозеточным однолетником A.bienertii A.Butk., распространенным в открытых ксерофитных средне- и низкогорных местообитаниях Ирана и Юго-Восточного Кавказа. Большинство листьев сосредоточено в прикорневой розетке, они перисторассеченные. Стеблевые листья более мелкие и немногочисленные. Вторая группа состоит из 7 видов (A.persica Boiss., A.aleppica Boiss., A.microcarpa DC. и др.), произрастающих в сухостепных или полупустынных местообитаниях Средиземноморья (юг Европы, север Африки, Малая Азия), в западной части Ирано-Турана и в Сахаро-Аравийской области. Взрослые растения этих видов обладают полурозеточными побегами, но листьев в прикорневых розетках немного (3—5), по размерам они гораздо мельче стеблевых листьев. Третья группа состоит из 7 видов (A.flammea, A.annua, A.aestivalis и др.), спорадически распространенных в 19 провинциях 5 флористических областей Евразии и Северной Африки. Побеги взрослых растений безрозеточные, но у ювенильных особей наблюдается эфемерная прикорневая розетка листьев.

Род Callianthemum C.A.Mey. включает около 10 видов, дизъюнктивно распространенных в Евразии (горы Европы, Сибири, Средней Азии, Монголии, Тибета и Западного Китая). Сведения об эколого-морфологических особенностях видов Callianthemum содержатся во флористических работах (Handel-Mazzetti, 1939; Chater et al., 1964), а также статье В.Циммермана (Zimmerman, 1966). Числа хромосом Callianthemum (x = 16,32) изучали К.Лангле (Langlet, 1932), Э.В.Болховских и др. (1969), Г.С.Ростовцева (1981), анатомические особенности — О.Декамп (Decamps, 1971), морфологию пыльцевых зерен — М.Кумазава (Kumazawa, 1936) и В.Д.Савицкий (1978, 1982).

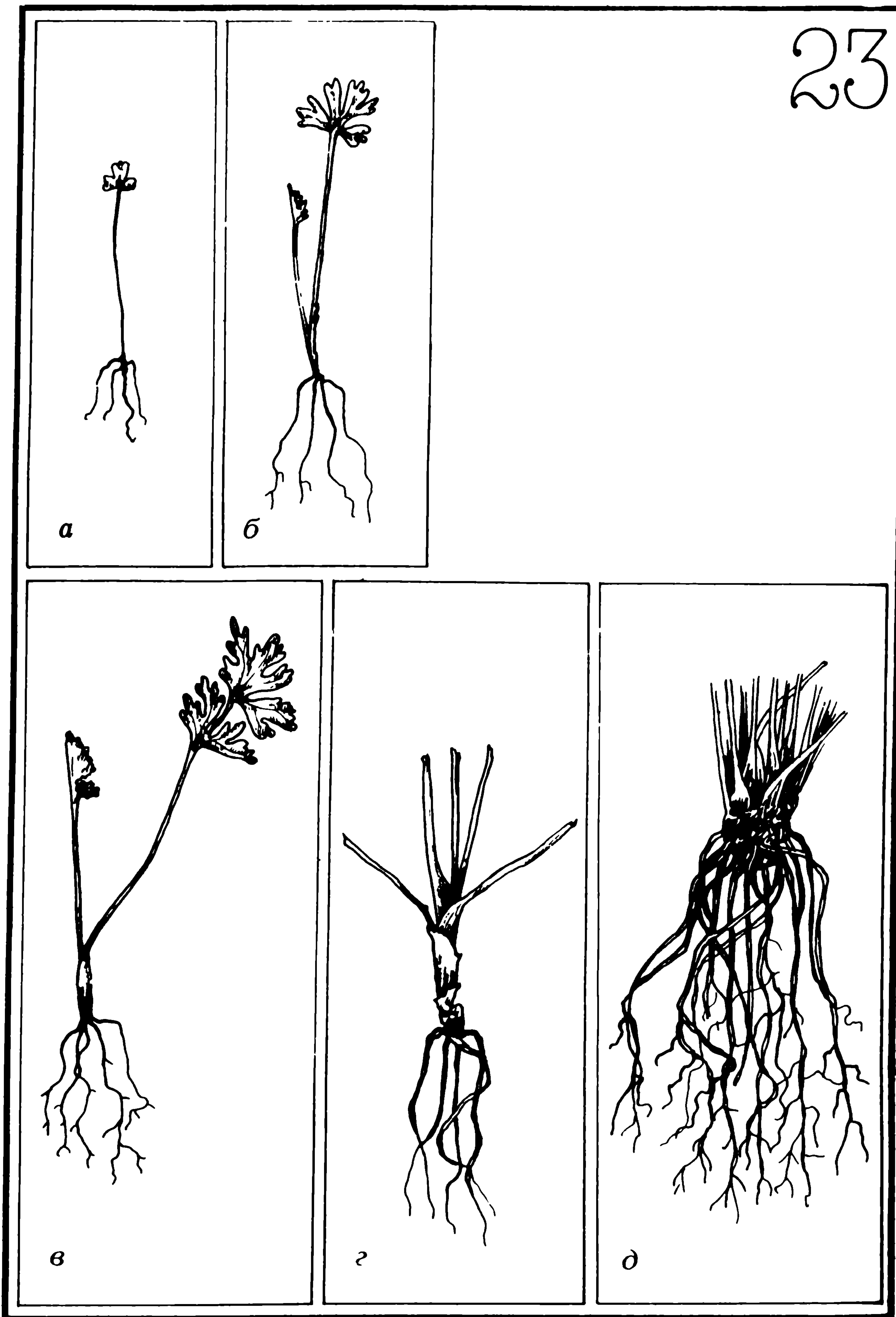


Рис 23. Основные возрастные состояния Callianthemum angustifolium: *а* – ювенильное растение, *б, в* — виргинильные растения, *г, д* — генеративные растения

Мы пересмотрели в коллекциях KW, LE, TAD, AA, BP гербарные образцы пяти видов Callianthemum (C.coriandrifolim Reichb., C.ruthaefolium C.A.Mey., C.sajanense (Regel) Witasek, C.isopyroides (DC.) Witasek, C.alatavicum. В 1977 г. мы изучали в природе, со сбором гербария возрастных стадий, C.angustifolium (Алтай, Кураминский хребет, альпийский пояс).

Все виды этого рода представляют собой полурозеточные моноподиальные короткокорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики с дважды, тройчато или тройчато перистораздельными листьями. Вегетативные побеги многолетние розеточные, с верхушечным ростом на протяжении всего жизненного цикла, генеративные побеги однолетние пазушные одноцветковые малолистные. Для видов Callianthemum характерны надземное прорастание, образование трубки из сросшихся черешков семядольных листьев и тройчато рассеченный первый лист (рис. 23). Цветки видов Callianthemum характеризуются 5-членной чашечкой, лепестков 5—16 с нектарной ямкой и мешковидным выростом у основания, плоды на заметных ножках, с короткими столбиками и морщинистой поверхностью.

23 *Рисунок*

Подтриба Trautvetterinae Tam.

Подтриба Trautvetterinae — монотипная, представлена родом Trautvetteria Fisch. et Mey. виды которого распространены в тенистых влажных лесных местообитаниях Восточной Азии и Северной Америки: T.japonica — эндемик востока Восточноазиатской области, T.grandis, T.carolinensis (Nutt.) Vail. — дизъюнктивно произрастают в области Скалистых гор, Атлантическо-Североамериканской и Мадреанской областях.

Данные об эколого-географических и морфологических особенностях видов этого рода содержатся в ряде флористических работ (Palmer, Steyermark, 1935; Jones, Fuller, 1955; Munz, Keck, 1959; Steyermark, 1963; Ohwi, 1965; Воробьев и др., 1966; Хохряков, 1979).

Рассмотрев гербарные образцы всех трех видов в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW) и БИНа (LE), мы отметили, что они представляют собой полурозеточные симподиальные короткокорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики. Надземные побеги одиночные, высотой 40—80 (150) см, подземные побеги — короткие восходящие корневища, кроме того, иногда просматриваются недол-

говечные столоны. Большинство листьев сосредоточено в прикорневой розетке, они очень крупные — пластинка диаметром 15—30 см, цельная, с крупнозубчатым краем, черешки длиной 25—50 см. Часть прикорневых листьев мелкие, пленчато-чешуевидные. Стеблевые листья малочисленные, сидячие, мелкие, ланцетные, цельные (длиной 5—15 мм). Соцветия верхушечные цимоидные брактеозные. Цветки с простым околоцветником из 3—5 быстроопадающих мелких листочков (длиной 3—5 мм), андроцей и гинецей многочленные. Тычинки с широкими яркими нитями длиной 10—15 мм, плодолистики с одиночными семязачатками, плоды — орешки с отстающей одревесневающей кожурой и коротким согнутым столбиком, сидячие в плотной головке. Пыльцевые зерна трехбороздные, сфероидальные, с крупными выростами (Kumazawa, 1936), сосудистые пучки черешков листьев радиального типа (Tamura, 1963), узлы однолакунные, среди устьиц преобладают аномоцитные (Decamps, 1976), кариотип представлен крупными хромосомами R-типа ($x = 8$).

Положение рода Trautvetteria в системе семейства Ranunculaceae дискуссионное.

Подтриба Ranunculinae Lotsy

Подтриба Ranunculinae включает один из крупнейших родов семейства Ranunculaceae и несколько маловидовых родов, большинство которых часто рассматривается в качестве подродов или секций рода Ranunculus.

Сведения о морфологических и эколого-географических особенностях видов Ranunculus содержатся во многих региональных флористических работах. Весьма детальный эколого-морфологический анализ видов Ranunculus был проведен в региональных флорах Советского Союза (Бобров и др., 1937), Турции (Davis, 1960), Европы (Chater et al., 1964), Северной Америки (Benson, 1948), Новой Зеландии (Fisher, 1965), Восточной Азии (Tamura, 1968a).

Обширная литература посвящена специальному изучению отдельных видов и групп этого рода. Во флоре Европы наиболее детально рассмотрены группы видов R.auricomus, R.acris, R.repens, Batrachium (Coles, 1971; 1977; Cook, 1966). Есть некоторые данные по видам других групп (Еленевский, Дервиз-Соколова, 1979а, б) В литературе есть также данные об изучении отдельных групп Ranunculus во флоре Северной и Центральной Америки (Scott, 1974; Keener, 1976).

А.Декандоль (DeCandolle, 1824) предложил первую систему рода Ranunculus из 5 секций (Batrachium, Ranunculastrum, Thora, Hecatonia, Echinella), впоследствии над систематикой этого рода работал ряд авторов. Э.Шпах (Spach, 1839) считал внутриродовые группы Ranunculus (выделенные А.Декандолем секции Ranunculastrum, Thora, а также описанные им Chrysanthe, Auricomus, Flammula, Ranuncella) соответствующими уровню подродов и рассматривал этот род узко, выделяя из него роды Hecatonia, Pachyloma, Cyprianthe. В обработке К.Прантля (Prantl, 1887) род Ranunculus состоял из 7 секций: Thora, Butyranthus, Physophyllum, Hypolepium, Marsipadenium, Ficaria, Ceratocephalus. Из них секция Marsipadenium включала 5 подсекций (Coptidium, Epirotes, Xanthobatrachium, Batrachium, Casalea), Butyranthus — 4 (Eubutyranthus, Ranunculastrum, Flammula, Leptocaules), секция Hypolepium — 2 подсекции (Euhypolepium, Crymodes). Род Oxygraphis включал секции Oxygraphis, Halodes. Подсекция Epirotes состояла из 4 рядов (Alpestres, Nivalis, Auricomus, Scelerati), подсекция Euhypolepium — из 2 рядов (Angustifolii, Acetoselifolii), подсекция Eubutyranthus — из 2 рядов (Arvenses, Acres). В предложенной П.Н.Овчинниковым (Бобров и др., 1937) для флоры Советского Союза части системы Ranunculus было 7 подродов — уже существовавшие Ranunculastrum, Thora, Hecatonia, Auricomus, Chrysanthe, Pachyloma, а также описанный автором подрод Micranthus. В системе Л.Бенсона (Benson, 1948) для флоры Северной Америки род Ranunculus состоял из 9 подродов. Автор отнес большинство внутриродовых групп Ranunculus s.str. к подроду Euranunculus (секции Chrysantha, Echinella, Flammula, Epirotes, Hecatonia, повысил до уровня подродов ранг выделенных К.Прантлем подсекций Coptidium, Crymodes, включил в качестве подродов ранее описанные роды Ficaria, Batrachium, Ceratocephalus, Oxygraphis, Cyrthorhyncha, описал новый подрод Pallasiantha (из состава Coptidium). Т.Тутин (Chater et al., 1964) считал, что род Ranunculus состоит всего из 2 подродов, Batrachium и Ranunculus. В пределах последнего он признавал наличие 20 секций, из них 17 были выделены ранее, 3 (Insulares, Aconitifolii, Acetosellifolii) описаны автором, в том числе последние 2 выделены из состава секции Hypolepium.

М.Тамура (Tamura, 1968) использовал в своей обработке рода Ranunculus основные положения Л.Бенсона, но повысил

таксономический ранг отдельных групп видов. Этот род представлен у М.Тамуры 5 подродами, Ranunculus, Thora, Crymodes, Coptidium, Pallasiantha.

Подрод Ranunculus включает 12 секций, Ranunculus, Echinella, Ranunculastrum, Hecatonia, Auricomus, Hypolepium, Physophyllum, Xanthobatrachium, Epirotes, Flammula, Ranuncella, Micranthus. Автор рассматривал род Ranunculus в узком смысле, в том числе группы Ficaria, Batrachium, Ceratocephalus, Oxygraphis, Cyrthorhyncha, Casalea, Aphanostemma, Kumlienia — как роды. Большинство внутриродовых таксонов Ranunculus было выделено А.Декандолем и другими авторами на основании морфологических различий плодов, с учетом особенностей листьев и корней, П.Н.Овчинников включил в диагностику подродов и секций признаки околоцветника и стеблей, Л.Бенсон различал внутриродовые группы Ranunculus по установленным им типам нектарных чешуй на лепестках, П.Д.Ярошенко (1947) предложил учитывать в систематике этого рода типы пыльцевых зерен и нектарных железок, Т.Тутин использовал при разграничении секций признаки длины цветоложа, окраски венчика, формы нектарных чешуй, формы плодов, типы корней и прикорневых листьев.

Серьезная попытка пересмотра диагностичности признаков у видов Ranunculus предпринята А.Г.Еленевским и Т.Г.Дервиз-Соколовой (1981, 1982). Авторы предложили систему этого рода из двух подродов, Ranunculus и Batrachium, с выделением в подроде Ranunculus 17 секций. Эта разработка очень близка к опубликованной Т.Тутиным системе (Chater et al., 1964) для флоры Европы, так как содержит в соответствии с последней упомянутые подроды, а также 15 признанных Тутиным секций подрода Ranunculus (Ranunculus, Ranunculastrum, Echinella, Auricomus, Hecatonia, Xanthobatrachium, Coptidium, Pallasiantha, Ficaria, Physophyllum, Thora, Micranthus, Ranuncella, Aconitifolii, Insulares). Кроме того, авторы предложили новые секции Gmelinia A.Jelen. et Derv.-Sok., Pachyloma (Spach) Jelen. и не признали секции Flammula, Halodes, Leucoranunculus. Наиболее существенными для секционного деления они считают форму плодов, число элементов околоцветника, типы листьев и корней, продолжительность жизненного цикла, форму нектарных чешуй и окраску лепестков, предлагая применять в диагностике секций признаки, уже рассматри-

вавшиеся предшественниками. В межвидовой таксономии должны, по их мнению, иметь значение сравнительные размеры частей плода (тела и носика), степень сходства прикорневых и стеблевых листьев, наличие или отсутствие специализированных удлиненных корневищ.

Из приведенного нами обзора видно, что общепризнанной системы рода Ranunculus в настоящее время нет, и мы провели свой сравнительно-морфологический анализ на основе системы в трактовке М.Тамуры (Tamura, 1968) с некоторыми изменениями. По нашим представлениям, род Ranunculus состоит из 4 подродов, из них подроды Batrachium (DC.) A.Gray и Oxygraphis (Bunge) Bens. монотипные, подрод Cyrthorhyncha (Nutt.) A.Gray состоит из 3 секций (Cyrthorhyncha, Arcteranthis (Greene) Bens., Pseudaphanostemma (A.Gray) Bens.), подрод Ranunculus — из 15 секций (Ranunculus=Chrysanthe Spach, Auricomus (Spach) Ovcz. ; Epirotes (Prantl) Bens., Ranunculastrum DC. (включая Physophyllum и Ranuncella (Spach) Freyn), Hypolepium Prantl (включая Aconitifolii Tutin), Coptidium (Prantl) Tutin, Thora DC., Halodes Prantl (включая Halerpestes Greene), Pallasiantha Bens., Flammula (Spach) Webb., Ficaria (DC.) Boiss., Hecatonia DC. = Xanthobatrachium (Prantl) Ovcz., Echinella DC., Pachyloma (Spach) Jelen., Casalea (Prantl), Micranthus (Ovcz.) Nyarady).

Морфологические особенности генеративных органов Ranunculus хорошо изучены. Цветки у видов этого рода обоеполые, с более или менее удлиненным цветоложем, чашечка из 3—5 зеленых, реже ярко окрашенных листочков, лепестки венчика плоские, чаще всего крупнее чашелистиков, желтые, с одиночными нектарниками, находящимися у их основания и обычно прикрытыми нектарными чешуями различной формы. Исследования В.Лейнфелльнера (Leinfellner, 1959) показали примитивность щитовидно-трубчатых свободных чешуй по отношению к кармашковидным чешуям со сросшимися краями. П.Дэвис (Davis, 1960), обратив внимание на вариабельность формы и размеров нектарных чешуй у многих видов Ranunculus, в том числе в пределах одного растения и даже цветка, высказал предостережение против преувеличения их диагностической роли. Андроцей и гинецей у видов Ranunculus характеризуются спиральным расположением многочисленных свободных элементов.

Плоды — многоорешки с носиком без придатков или выростов у основания. Форма орешков разнообразна — округ-

лые или сплюснутые, с гладкой поверхностью или выступающими жилками, килем, а также с каймой или шипами. Опушение и размеры тела и носика орешков различны, и эти признаки считаются диагностичными на разных таксономических уровнях. Эволюционные тенденции плодов Ranunculus в литературе не рассматривались.

Для рода Ranunculus характерно наличие нескольких типов пыльцевых зерен (Kumazawa, 1936; Ярошенко, 1947; Савицкий, 1978, 1982; Петров, Иванова, 1981). Преобладают пыльцевые зерна трехбороздного меридионального типа с бородавчатой, ячеистой или шипиковатой поверхностью экзины, но есть также многобороздные, многопоровые, спирально-бороздные. Некоторые виды (секции Flammula, Hecatonia, подрод Batrachium) имеют пыльцевые зерна одного типа, у других отмечено наличие всех возможных морфотипов в пределах одного вида. Палинотипы диагностичны на уровне секций и, по мнению П.Д.Ярошенко (1947), коррелируют с типами плодов.

У видов рода Ranunculus основное число хромосом x = 8, но у многих из них отмечены полиплоидия, редукционные кариотипы, а также наличие нескольких кариотипов в пределах одного вида (Агапова, 1981), В.Грегори (Gregory, 1941) считает, что полиплоидия сыграла большую роль в эволюции рода, но имеющихся в литературе данных по кариологии Ranunculus для уточнения межвидовых и межсекционных связей недостаточно.

Из нашего обзора литературы видно, что некоторые морфологические признаки вегетативных органов Ranunculus давно применялись в разработках по систематике этого рода, вместе с тем литературные данные о морфологии вегетативных органов видов Ranunculus были неполными и преимущественно фрагментарными. Значительный интерес представляет работа П.Дэвиса (Davis, 1960), выделившего среди видов Ranunculus во флоре Турции 5 групп (Praemorsi, Rizomatosi, Grumosi, Lancifolii, Annui), отличающихся друг от друга длительностью жизни (многолетники и однолетники), типами корней (мономорфные и диморфные), характером подземных побегов (очень короткие вертикальные, более или менее удлиненные, восходящие или горизонтальные корневища), листьев (рассеченные или цельные). Автор считает, что эти группы естественные и отражают основные направления генезиса рода.

Некоторые сведения о биолого-морфологических особенностях отдельных видов Ranunculus содержались в ряде работ, опубликованных в разное время (Clark, 1905; Голубев, 1962, 1965, 1978, и др.; Csapody, 1968; Decamps, 1976; Рысина, 1973; Muller, 1978). Жизненный цикл и морфолого-анатомические особенности становления жизненной формы были изучены у R.acer, R.repens и R.auricomus (Работнов, 1958; Барыкина, Пустовойтова, 1973; Мельникова и др., 1977; Сурков, Кирилова, 1979).

Сведения о жизненных формах в пределах всего рода Ranunculus до недавнего времени отсутствовали, и это побудило нас опубликовать обзор жизненных форм в подтрибе Ranunculinae в основном по результатам пересмотра гербарных образцов свыше 400 видов в коллекциях 14 вышеупомянутых ботанических учреждений (Зиман, 1981а). Для проведения более детального анализа жизненных форм, в том числе их становления на протяжении большого жизненного цикла, мы изучали в природе, со сбором гербария возрастных стадий, 24 видов: R.auricomus L., R.carpaticus Herb., R.caucasicus Bieb., R.constantinopolitanus C.A.Mey., R.dissectus Bieb., R.ficaria L., R.hornschuchii Hoppe, R.illyricus L., R.lingua L., R.oxyspermus Bieb., R.repens L., R.platanifolius L., R.polyanthemus L. — на Украине, R.crassifolium (Rupr.) Grossh., R.gymnadenus Somm. et Lev., R.oreophilus Bieb., R.helenae — на Кавказе, R.sarmentosus Adams. — на Алтае, R.badachschanicus Ovcz. et Koczk., R.longicaulis C.A.Mey., R.paucidentatus Schrenk., R.rubrocalyx Regel, R.rufosepalus Franch., R.turkestanicus Franch. — в горах Средней Азии. Кроме того, в гербарии В.Чаподи мы пересмотрели морфологические особенности всходов и ювенильных растений еще восьми видов: R.acer L., R.bulbosus L., R.flammula L., R.lanuginosus L., R.lateriflorus DC., R.psilostachys Griseb., R.sceleratus L., R.stevenii Andrz. Таким образом, у нас были собственные данные по возрастным изменениям жизненных форм в 10 секциях подрода Ranunculus. Преимущественное большинство видов Ranunculus, как показали литературные и наши данные, представляют собой травянистые поликарпики, несколько видов секций Echinella, Micranthus, Pachyloma являются одно- или двулетниками.

Листья у видов Ranunculus простые черешковые разнообразной формы. Преобладают листья с пальчато рассеченной и пальчато- раздельной пластинками, есть также перис-

торассеченные и раздельные, у ряда видов отмечена цельная листовая пластинка. У некоторых видов, произрастающих в воде, пластинка листа многократно рассечена на нитевидные сегменты. П.Д.Ярошенко (1947) считает примитивными в этом роде цельные листья, а виды с цельной листовой пластинкой — образующими древнее ядро рода, И.Т.Васильченко (1982) рассматривает виды с цельными листьями как продукт новейшего неотенического преобразования. Наши данные по онтоморфогенезу подтверждают мнение последнего автора. Виды Ranunculus характеризуются надземным прорастанием, с выносом семядольных листьев на поверхность почвы, но есть и подземно прорастающие виды. У видов секции Ficaria и Thora, а также у R.turkestanicus из секции Ranunculastrum развивается только одна семядоля (вторичное редукционное явление). Форма пластинки семядольных листьев преобладает округло-эллиптическая, реже они (R.repens) узколанцетные. Первый настоящий лист длинночерешковый, преимущественно с трехлопастной, трехрассеченной или трехзубчатой пластинкой, в том числе у видов, взрослые растения которых обладают листьями с цельной пластинкой (R.lingua). Виды этого рода характеризуются полурозеточной или розеточной структурой побегов. У некоторых видов (R.carpaticus, R.thora, R.ficaria) генеративные побеги безрозеточные, но укороченные годичные побеги отмечены на ранних этапах развития у всех наблюдавшихся в природе видов. Годичные побеги ювенильных растений многих видов розеточные, у части видов (R.platanifolius, R.thora, R.ficaria) являются однолистными вплоть до начала генеративного состояния.

Главный побег у всех видов Ranunculus развивается как закрытый многолетний. До первого цветения и плодоношения он возобновляется и нарастает моноподиально, затем растения многих видов переходят к симподиальному возобновлению и нарастанию побегов следующих порядков. Для ряда видов (R.affinis, R.lojkae Somm. et Lev.) из секций Ranunculus, Auricomus, Cyrthorhyncha, Halodes, подрода Oxygraphis характерны моноподиальное возобновление и верхушечный рост на протяжении всего жизненного цикла. Моноподиальное возобновление главного побега Ranunculus коррелирует с одноцветковыми генеративными побегами, цельной пластинкой прикорневых листьев, ортотропным направлением роста эпигеогенного корневища и рассматривается нами для этого рода в качестве продвинутого признака.

Боковые побеги многих симподиально возобновляющихся видов развиваются по многолетнему циклу (часть секций Ranunculus, Auricomus, секции Crymodes, Halodes), но у значительной части видов (некоторые виды секций Ranunculus, Auricomus, секции Ranunculastrum, Flammula, Hypolepium, Thora, Ficaria, Casalea, подроды Batrachium, Cyrthorhyncha) монокарпические побеги второго и следующих порядков являются в основном ди- или моноциклическими (продвинутый признак). Корреляция полицикличности надземных побегов с восходящим направлением роста корневищ длиной 2—5 см, моноциклических надземных побегов с ортотропными очень короткими корневищами позволяет считать последний тип побегообразования в роде Ranunculus производным от первого. В пределах рода Ranunculus наблюдаются также виды с надземными ползучими побегами (секции Ranunculus, Pallasiantha, Halodes) и подземными столонами, часто недолговечными (секции Ranunculus, Ranunculastrum, Xanthobatrachium, Flammula, Coptidium). Виды, относящиеся к этим жизненным формам, чаще всего связаны с очень влажными, сырыми или водными местообитаниями.

Соцветия у видов Ranunculus верхушечные фрондозные или фрондулозные, цимоидного типа. У многих видов цветки одиночные, в том числе у части видов они находятся на безлистных цветоносах. Система главного корня отмирает у большинства видов уже в фазе проростков или всходов, поэтому ювенильные и взрослые растения характеризуются придаточной корневой системой из шнуровидных, нитевидных, а также клубневидно утолщенных корней веретеновидной, цилиндрической или почти шаровидной формы. У видов Ranunculus, обладающих мономорфными корнями, последние не утолщены и выполняют преимущественно функцию поглощения, и это примитивный признак по сравнению с наличием у части видов рода (некоторые виды секции Ranunculus, секции Ranunculastrum, Ficaria, Thora, Flammula, Hypolepium) более специализированных диморфных корней, поглощающих и запасающих.

В результате изучения видов Ranunculus в природе мы описали по особенностям побегообразования 11 биоморфологических групп. Среди них мы считаем наиболее близкой к анцестору рода группу полурозеточных полициклических симподиальных коротко восходящекорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков, характерную для

растений из влажных полутенистых опушечно-кустарниковых, реже луговых местообитаний среднего горного пояса, дизъюнктивно распространенных в Сибири, на Кавказе, в Средней и Южной Европе, Малой Азии, Западном Китае, Северной Индии, Северной и Южной Америке и относящихся к секциям Ranunculus и Auricomus (R.laetus Wallr., R.reniforme Wall., R.lobatus Jacq.). Мы рассмотрели становление этой жизненной формы на примере R.caucasicus из секции Ranunculus, произрастающего в широколиственных и хвойных лесах, реже на субальпийских лугах Кавказа, Крыма. Для этого вида характерны округло-удлиненная форма пластинки семядольных листьев со свободными черешками, тройчатолопастная пластинка первого длинночерешкового листа с цельными сегментами, полурозеточная структура и многолетний цикл развития главного и боковых побегов, базальная часть которых постепенно погружается в почву и превращается в короткое корневище (длиной 3—5 см), с возрастом приобретающее восходящее направление роста. Листья взрослых растений пальчато раздельные, но средний сегмент на собственном черешке. Все корни однотипные, без утолщений. У генеративных растений наблюдаются одновременная реализация нескольких почек возобновления, ветвление корневища, не одиночные надземные побеги.

Жизненная форма A.auricomus, возрастные изменения которого мы изучали на материале из Черниговской, Винницкой, Хмельницкой и Тернопольской областей, а также в Феофании, отличается от предыдущей ортотропным направлением роста корневища на протяжении всей жизни растения. Проростки с длинными черешками и округлой пластинкой семядольных листьев, главный корень нитевидный, а придаточные корни веретеновидно утолщенные, развиваются еще до появления первого настоящего листа, обладающего цельной пластинкой почковидно-округлой формы с мелкозубчатым краем. Гипокотиль длиной около 10 мм, эпикотиль неразвит. Базальная часть главного побега состоит из нескольких укороченных розеточных годичных побегов и постепенно становится, погружаясь в почву, коротким эпигеогенным ортотропным корневищем, длина которого с возрастом уменьшается от 15 до 8 мм. Для побегов следующих порядков характерны сравнительно небольшая длительность развития и почти полное отмирание после плодоношения. Надземные побеги генеративных растений обычно одиночные,

листья диморфные (прикорневые цельные или пальчатолопастные, стеблевые листья рассечены на узкие сегменты, мелкие, редуцированные). Придаточные корни однотипные, веретеновидно утолщены (рис. 24). У R.repens из данной биоморфогруппы наблюдается вегетативное размножение при помощи надземных столонов — полегающих укореняющихся побегов, развивающихся из пазух внешних прикорневых листьев.

24 *Рисунок*

Близкими к рассмотренным признакам жизненной формы характеризуются R.cassubicus и другие виды из секции Auricomus, R.acer, R.acris и другие виды из секции Ranunculus, R.platanifolius из секции Hypolepium, произрастающие в лугово-опушечных местообитаниях и распространенные во многих областях умеренного климата Северного полушария. К этой же жизненной форме относятся эндемичные для Атлантическо-Североамериканской области R.hystriculus A.Gray из монотипной секции Pseudoaphanostemma и R.cooleyae Vase et Rose из монотипной секции Arcteranthis подрода Cyrthorhyncha. Генеративные побеги обоих видов одноцветковые, лепестки мельче чашелистиков, а листья пальчато рассеченные. У R.hystriculus чашелистиков 5, белые, у R.cooleyae ярко-желтые, их 10—12. Первый вид обладает веретеновидно утолщенными корнями, корни второго вида шнуровидные.

К этой жизненной форме относятся также виды из альпийского пояса Анд и юга Южной Америки (R.apiifolius Pers., R.chilensis DC.), относимые иногда (Tamura, 1968a) к родам Aphanostemma и Casalea. Для R.apiifolius характерны надземные побеги высотой 30—50 см, верхушечные цимоидные соцветия и пальчато рассеченные листья, для R.chilensis — одиночные цветоносы высотой 5—10 см, ползучие укореняющиеся надземные побеги и цельные или трехлопастные листья на длинных черешках.

Жизненная форма видов секции Ranunculastrum, рассмотренная нами на примере R.illyricus, R.oxyspermus, R.badachschanicus, R.turkestanicus, R.paucidentatus, близка к предыдущей по таким признакам, как короткие ортотропные корневища, симподиальное возобновление и диморфные корни. Характерными признаками видов данной биоморфогруппы являются ежегодное отмирание и возобновление надземных побегов (моноциклические), развитие весной и осенью тонких и очень недолговечных столонов длиной

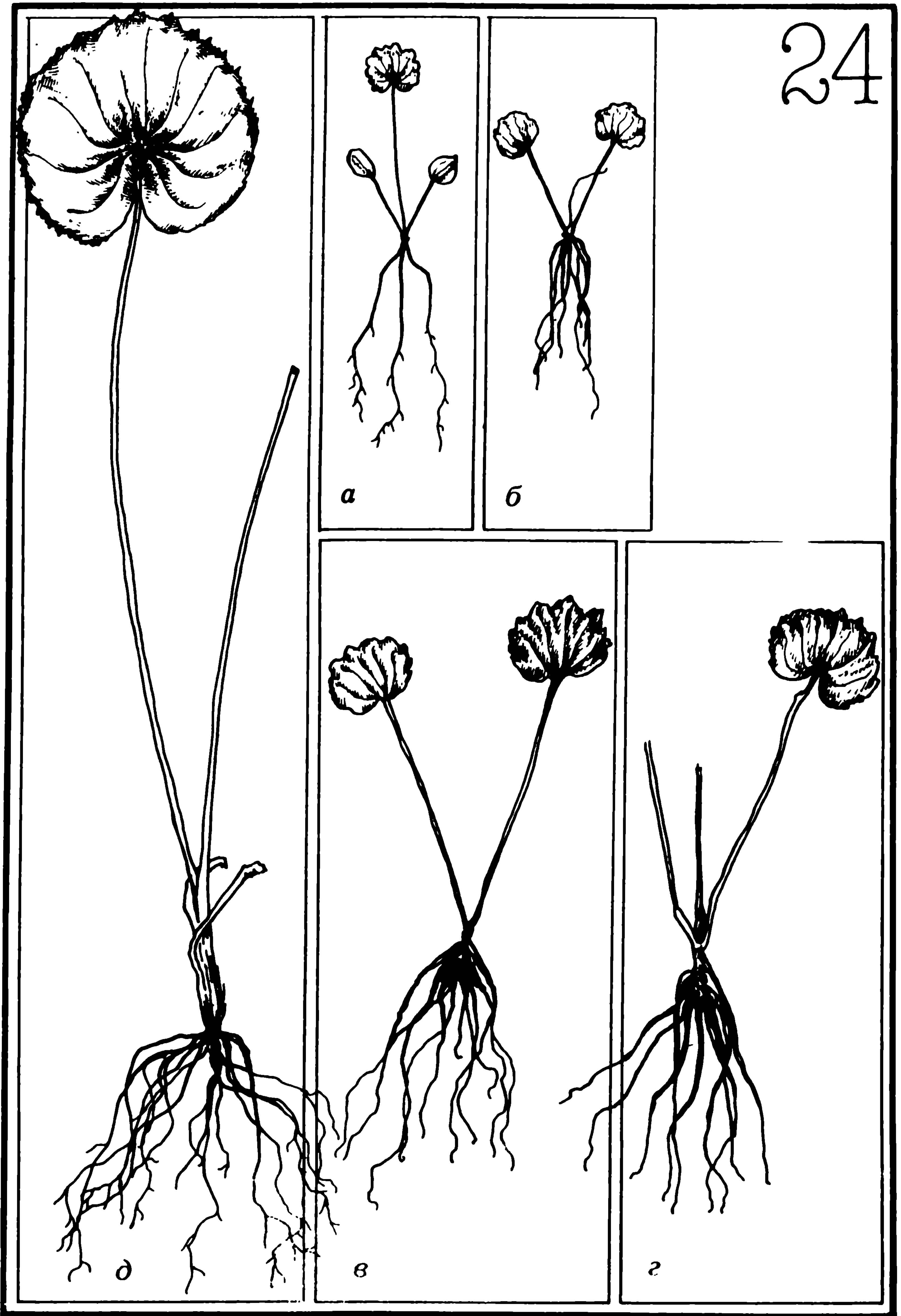


Рис. 24. Основные возрастные состояния Ranunculus auricomus:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в*, *г* – виргинильные растения, *д* – генеративное растение

10–25 см, летний период покоя и развитие осенней генерации укороченных розеточных побегов. Листья у этих видов пальчато или перисто рассеченные и раздельные, иногда цельные, преимущественно густо опушены, часть прикорневых листьев имеет вид чешуй. Генеративные побеги слабо облиственны, заканчиваются верхушечными малоцветковыми соцветиями или одиночными (R.rupestris Guss.) цветками. Клубневидно утолщенные корни цилиндрической, веретеновидной или почти округлой формы, часть корней нитевидные, недолговечные.

Проростки R.turkestanicus с одной семядолей, годичные побеги ювенильных растений укороченные однолистные, первый лист длинночерешковый тройчатолопастный, гипокотиль клубневидно утолщен, очень короткий (длиной около 2 мм). Генеративные побеги одноцветковые и прикорневые листья пальчато рассеченные (рис. 25). К данной жизненной форме и, по-видимому, к данной секции следует отнести также R.bullatus L. из монотипной секции Physophyllum, R.gramineus L., R.pyrenaeus L. из секции Ranuncella.

25 Рисунок

Виды Ranunculastrum (около 50) являются гелиофитами-ксерофитами и распространены в Средней и Южной Европе, Малой и Центральной Азии, Северной Африке. Близкими признаками жизненной формы обладают также виды секции Ficaria (R.ficaria и др.), относимые из-за односемядольности всходов иногда в самостоятельный род Ficaria и распространенные в открытых или полутенистых местообитаниях Евразии. К жизненной форме полурозеточных или розеточных моноподиальных короткокорневищных травянистых поликарпиков, относится около 40 видов из секций Ranunculus и Auricomus подрода Ranunculus, секции Cyrthorhyncha подрода Cyrthorhyncha. Мы наблюдали возрастные изменения данной жизненной формы у R.hornschuchii, R.gymnadenus, R.dissectus, R.rubrocalyx, R.rufosepalus. Проростки R.gymnadenus со свободными длинными черешками (длиной 10—25 мм) и широкоэллиптической пластинкой, немного суженной к верхушке и основанию (диаметром около 5 мм). Гипокотиль длиной около 10 мм, первичный корень очень тонкий. Первый лист развивается вскоре после прорастания, с тройчатолопастной пластинкой.

Для ювенильных растений характерны розеточная структура укороченных годичных побегов, тройчато рассеченная форма пластинки листьев, уменьшение длины ортотропного корневища от 10—15 до 5 мм. Побеги генеративных растений

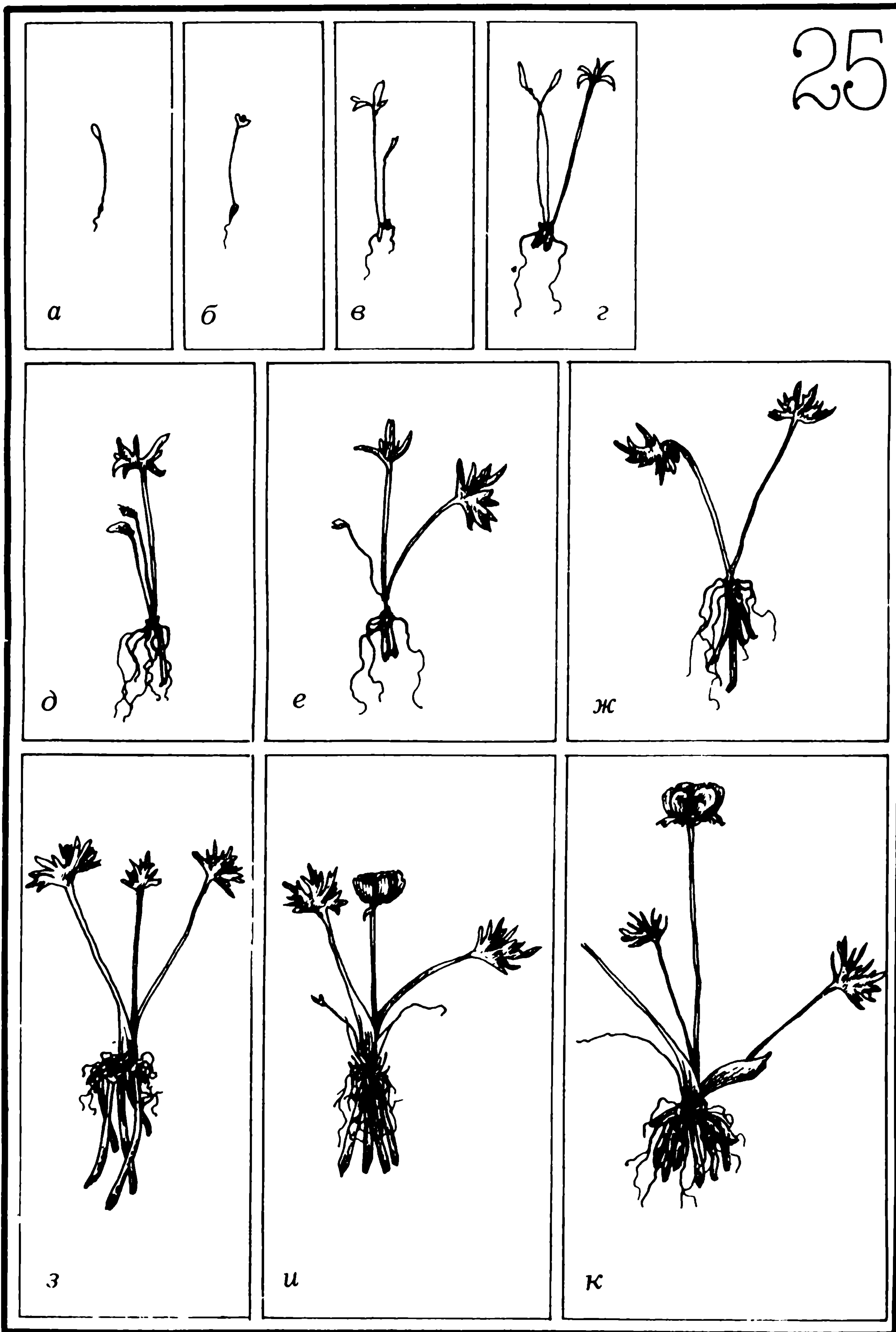


Рис. 25. Основные возрастные состояния Ranunculus turkestanicus:
а–*в* – проростки, *г*–*е* – ювенильные растения, *ж* – виргинильное растение, *з*–*к* – генеративные растения

двух типов — вегетативные моноподиальные розеточные, покрыты в базальной части волокнистыми остатками отмерших листьев, с верхушечной почкой, генеративные побеги пазушные одноцветковые безлистные или почти безлистные, однолетние. Корневища на протяжении всей жизни растения сохраняют ортотропное направление роста, постепенно отмирают в базальной части, так что длина корневища не превышает 10 мм. У R.lojkae Somm. et Lev. из секции Ranunculus наблюдается образование подземных столонов, у R.hornschuchii — клубневидное утолщение основания годичных побегов.

Виды, относящиеся к рассмотренной жизненной форме, преимущественно ультраореофиты, дизъюнктивно распространены в горах Средней и Южной Европы, Сибири, Средней Азии, Кавказе, Восточной Азии, Северной и Южной Америки.

R.ranunculinus (Nutt.) Rydb. из монотипной секции Cyrthorhyncha распространен в высокогорно-луговых местообитаниях североамериканской области Скалистых гор (штаты Колорадо, Нью-Мехико) и характеризуется во взрослом состоянии дважды тройчатосложными прикорневыми листьями с ланцетными сегментами. Корневище короткое ортотропное, генеративные побеги пазушные, многочисленные, с верхушечными цимоидными брактеозными соцветиями с линейными прицветными листьями. Придаточные корни сочные шнуровидные. Э.Грин (Greene, 1897) предлагал выделить этот вид в род Cyrthorhyncha на основании морфологических особенностей цветка (околоцветник из нестабильного числа мелких чашелистиков длиной 1—2 мм и белых лепестков длиной 3—4 мм), с чем нельзя согласиться, так как эти признаки не являются диагностичными.

У аркто-альпийских видов подрода Oxygraphis (R.glacialis L., R.kamtschaticum DC.), дизъюнктивно распространенных на крайнем севере Евразии и Северной Америки, а также в горах Восточной Азии, Сибири, Северной Америки, надземные побеги розеточные, листья цельные трехлопастные или пальчато рассеченные, корневище короткое ортотропное, генеративные побеги пазушные малоцветковые, высотой 5—15 см, придаточные корни шнуровидные. Растения отличаются неопадающими кожистыми чашелистиками, и этого отличия также недостаточно для выделения видов в род Oxygraphis.

Виды секции Halodes (R.cymbalaria Pursch., R.sarmentosus), распространенные в Передней, Центральной и Восточной

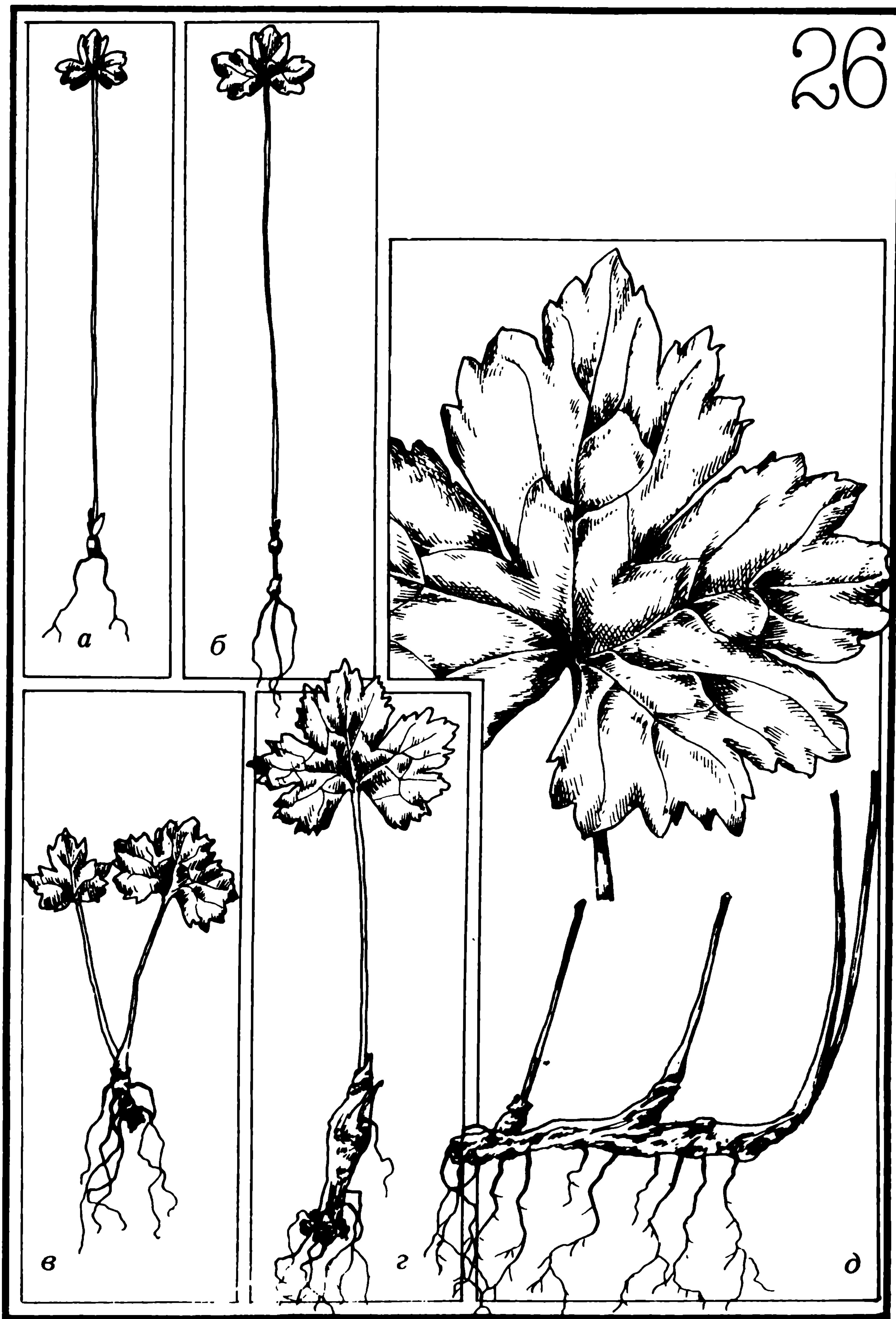


Рис. 26. Основные возрастные состояния Ranunculus carpaticus:
а – проросток, *б* – ювенильное растение, *в*, *г* – виргинильные растения, *д* – генеративное растение

Азии, включая Сибирь, Северной и Центральной Америке, отличаются от рассмотренных моноподиальных видов наличием надземных ползучих укореняющихся побегов, цельными листьями, а в генеративной сфере — сильно удлиненным при плодах цветоложем, что послужило основанием для рассмотрения их в качестве рода Halerpestes.

Жизненная форма R.carpaticus из секции Auricomus отличается от всех рассмотренных форм безрозеточной структурой надземных побегов. Это почти единственный вид рода Ranunculus, характеризующийся подземным прорастанием. Семядоли проростков имеют вид пленчатых ланцетных чешуй длиной 2—3 мм, не выходящих на поверхность почвы. Первый лист развивается очень быстро и состоит из черешка длиной 7—10 см и тройчатолопастной пластинки с редкозубчатым краем и шириной сегментов 5—8 мм. Гипокотиль длиной 8—20 мм клубневидно утолщен в самой верхней части. Придаточные корни развиваются уже через несколько дней после прорастания (рис. 26). Рисунок 26

Ювенильные растения ряд лет пребывают в фазе однолистного клубнеобразного побега длиной около 10 мм и диаметром 3—4 мм. Черешки листьев ювенильных растений короче, чем таковые у проростков, а пластинка их сохраняет исходную тройчатолопастную форму, отличаясь несколько большими размерами. В последующие годы направление роста главного побега изменяется от ортотропного к плагиотропному, в базальной части происходят процессы отмирания. В генеративное состояние растения вступают в однолистной фазе, и главный побег завершает развитие формированием последнего годичного побега безрозеточной структуры, малолистного и малоцветкового, так что многолетняя основа растений представляет собой рассеянно ветвящуюся систему симподиальных сочленений базальных частей монокарпических побегов. Длина ветвей корневища 5—10 см, диаметр 5—10 мм, они сочные и на всем протяжении оветвлены тонкими придаточными корнями.

Безрозеточная структура и однолетний цикл развития генеративных побегов характерны также для среднеевропейского петрофита-ореофита R.thora из олиготипной секции Thora. Прорастание R.thora, как и R.carpaticus, подземное, но семядоля, в виде узколанцетной пленки длиной 1—2 мм, только одна. Первый лист с черешком длиной 3—4 см и цельной кожистой округло-яйцевидной пластинкой, слегка су-

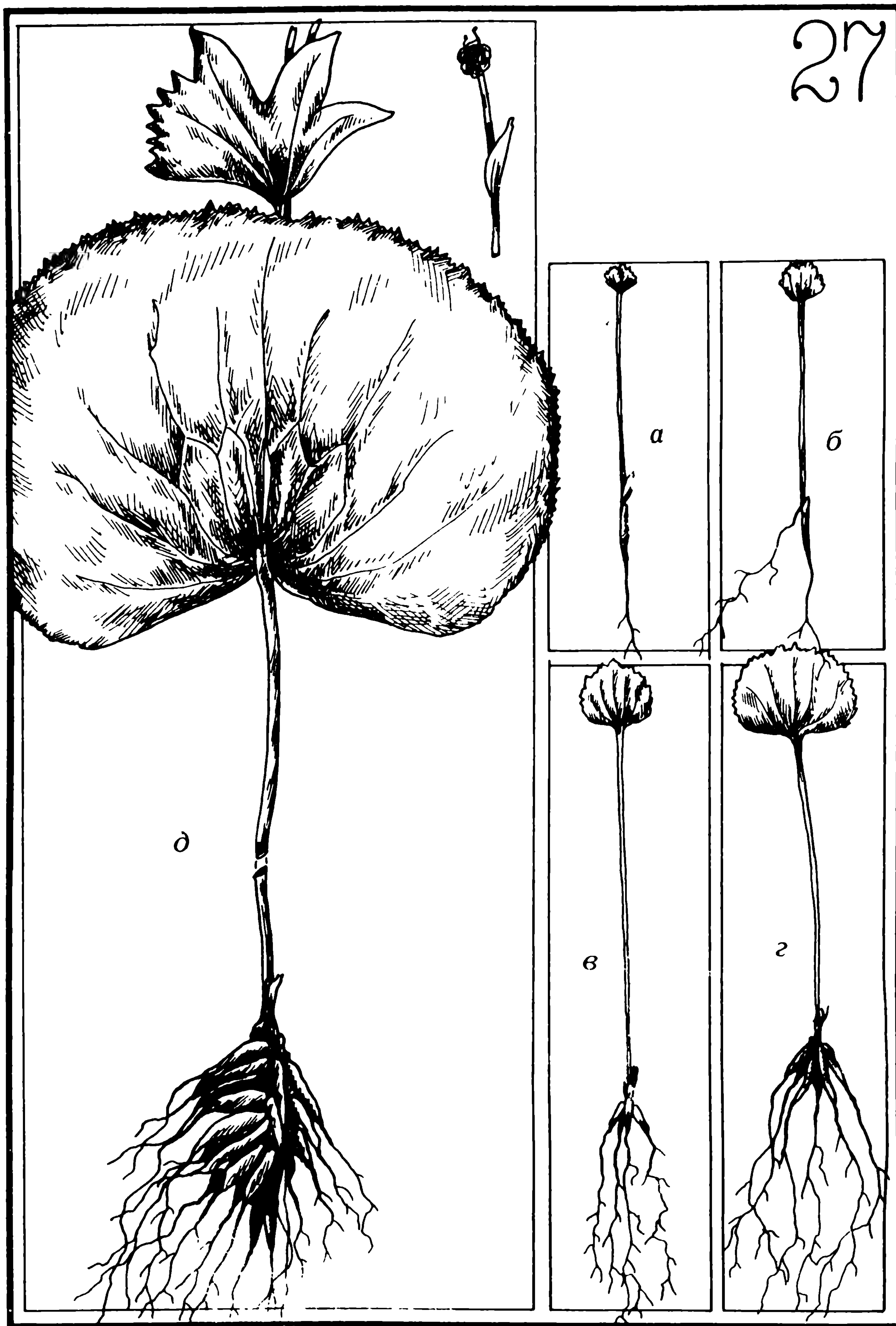


Рис. 27 Основные возрастные состояния *Ranunculus thora*:
а проросток, *б* ювенильное растение. *г* виргинильные растения, *д* – генеративное растение

женной у основания и округлой мелкозубчатой по краю верхушкой. Гипокотиль очень короткий (длиной 1—2 мм), главный корень веретеновидно утолщен. Первые придаточные корни тонкие, почти нитевидные и развиваются еще до отмирания семядоли. Ювенильные растения вплоть до перехода в генеративное состояние состоят из укороченных годичных побегов с одним листом, по форме очень близким к первому листу. Диаметр первого листа 5—10 мм, следующих — 2—4 см. Корневище короткое ортотропное, придаточные корни в распростертом пучке, многие из них утолщены (рис. 27). Генеративные растения однопобеговые, с двумя или тремя сидячими листьями: нижний стеблевой лист находится на высоте 10—15 см, по форме соответствует прикорневым листьям ювенильных растений, верхние 1—2 листа редуцированные, трехлопастные или узколанцетные. Корневище очень короткое восходящее (длиной 1—3 см).

27 Рисунок

Другие виды секции Thora (R.helenae, R.hybridus Bijr., R.brevifolius Ten.) распространены в высокогорных луговых местообитаниях Средней Европы и Кавказа и представляют собой полурозеточные одноцветковые растения с коротким восходящим корневищем, цельными кожистыми листьями и веретеновидно утолщенными придаточными корнями.

Особенности онтоморфогенеза водно-болотных видов из секции Flammula рассмотрены нами на примере R.lingua. Проростки обладают короткочерешковыми семядолями с продолговато-ланцетной пластинкой диаметром 2—3 мм, первый лист также длинночерешковый с пластинкой диаметром 3—4 мм, широколанцетной формы, с тремя зубцами в верхней части. Гипокотиль длиной 5—7 мм, главный корень нитевидный. Годичные побеги ювенильных растений укороченные розеточные. Листья с широколанцетной цельной пластинкой, корневая система из тонких придаточных корней. Генеративные растения многопобеговые, с коротким ортотропным корневищем и столонообразными тонкими горизонтальными корневищами без корней длиной 5—10 см. Придаточные корни гетероморфные. К данной жизненной форме относится около 30 видов (R.flammula L., R.strigillosus Boiss., R.alismaefolius Gay., R.fontanus Presl и др.), распространенных в Евразии и Северной Америке.

Секция Hecatonia состоит из двух биоморфогрупп. Часть видов (R.gmelinii DC., R.hyperboreus Rottb.) распространена в сырых или болотных тундровых местообитаниях Крайнего

Севера Евразии и Северной Америки и представляют собой мелкие подземно-ползучие растения с тройчатолопастными листьями, длинными тонкими столонами, одноцветковыми безлистными цветоносами высотой 1—2 см. Побеги другой части видов, распространенных в Евразии, Северной Америке и Африке (R.multifidus Pursch. и др.), плавают в воде, листья цельные или рассечены на нитевидные сегменты (гетеролистность). В мелководье на Крайнем Севере Евразии и Северной Америки обитает также R.pallasii Schlecht. из секции Pallasiantha — короткокорневищный поликарпик с цельными листьями и полурозеточными побегами.

Все виды подрода Batrachium (R.trichophyllus Chaix, R.lobbii (Hiern.) A.Gray) являются водными растениями. Для них, как и для предыдущей группы, характерны плавающие побеги, разнолистность, одиночные цветки.

R.lapponicus L. из монотипной секции Coptidium по своей жизненной форме и эколого-географическим особенностям близок к тундрово-болотным видам секции Hecatonia. Плоды этого вида с длинным носиком и губчатой тканью. К секции Hecatonia относят также (Tamura, 1968) R.sceleratus — одно-двулетник из сырых и болотистых местообитаний Евразии, Северной Америки и Северной Африки с лепестками короче чашелистиков и мелкими многочисленными плодами почти без носика. Для всходов этого вида характерны семядольные листья с округло-эллиптической пластинкой диаметром 3—4 и черешком длиной 3—5 мм. Гипокотиль длиной 6—10 мм, придаточные корни развиваются до появления первого настоящего листа. Первый лист с трехлопастной пластинкой широкоэллиптической формы диаметром 3—5 и черешком длиной 10—15 мм. Структура побегов ювенильных растений розеточная, взрослых растений — полурозеточная. Ювенильные листья округло-почковидной формы, на верхушке с мелкими зубцами, листья взрослых растений трехраздельные с продолговато-линейными сегментами.

Секции Pachyloma и Micranthus состоят из однолетников R.muricatus L., R.arvensis L. с полурозеточными побегами и придаточной корневой системой, относящихся к общей жизненной форме. Листья цельные, с почти округлой пластинкой. У R.lateriflorus DC. семядольные листья с узколанцетной пластинкой, гипокотиль очень короткий, есть главный и придаточные корни. Виды этих секций дизъюнктивно распространены в Евразии, Северной и Южной Америке, Африке и Австралии.

Виды рода Ranunculus произрастают почти в 80 провинциях 21 области Евразии, Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии. Ranunculus отличается от других широко распространенных родов Ranunculaceae приуроченностью видов к умеренному и холодному климату. В тропиках и субтропиках виды Ranunculus встречаются только высоко в горах, входя в состав горно-альпийских флор. Наибольшие количества видов этого рода сосредоточены в Средней и Южной Европе (около 100 видов из 13 секций), Восточной Азии (около 60 видов из 6 секций), на Кавказе (около 60 видов из 9 секций), в Малой Азии (около 50 видов из 8 секций), Средней Азии (около 60 видов из 5 секций), Северной Африке (около 40 видов из 9 секций), Северной Америке (около 100 видов из 14 секций), Южной Америке (30 видов), Новой Зеландии (около 40 видов). Наиболее высокий уровень видового эндемизма Ranunculus характерен для восточноазиатских, среднеазиатских, новозеландских групп видов.

Род Paroxygraphis состоит из P.sikkimensis Smith, произрастающего в альпийском поясе Восточных Гималаев на высоте 4—4,6 тыс. м. Отличается однополыми цветками (растения двудомные), лепестки которых короче чашелистиков и долго не опадают. Растения представляют собой розеточные моноподиальные короткокорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики с цельными листьями (длина пластинки около 1 мм), ортотропными корневищами.

Род Hamadryas также представлен двудомными травянистыми поликарпиками H.magellanica Lam., H.kingii Hook. (всего 8 видов), произрастающими в альпийском поясе Анд и на субантарктических островах Южной Америки. Это мелкие растения с розеточными побегами, цимоидными соцветиями или одиночными цветками, тройчато или пальчато рассеченными листьями, коротким ортотропным или восходящим корневищем.

Laccopetalum — монотипный род, эндемичный для Андийской области (высокогорье Перу на высоте 4 тыс. м). L.giganteum Ulbr. отличается от всех других видов Ranunculaceae наличием большого количества (больше 30) нектарных железок на лепестках крупного (диаметром 6 см) пентамерного венчика. Это розеточный короткокорневищный поликарпик с сидячими цельными, очень крупными (длиной около 40, диаметром 10—15 см) листьями широкоэллиптической формы.

Роды Myosurus L., Ceratocephalus Moench. состоят из полурозеточных придаточнокорневых однолетников. Характерной чертой видов Myosurus (M.minimus L. и др. — всего около 10 видов), дизъюнктивно распространенных в Евразии, Северной и Южной Америке, являются чашелистики с короткими шиловидными шпорцами, сильно удлиненное цветоложе, безлистные цветоносы, одиночные цветки, цельные листья с ланцетной или линейной пластинкой. Виды Ceratocephalus (C.orthoceras DC., C.falcatus Pers. и др. — всего около 5 видов) характеризуются цветком с двойным пентамерным околоцветником, плодами при основании с двумя пустыми семенными камерами и длинным рогатым носиком, листьями, рассеченными на линейные сегменты, и распространены в Евразии и на севере Северной Африки.

Наши исследования подтрибы Ranunculinae показали диагностичность многих признаков вегетативных органов, дали возможность пересмотреть статус входящих в ее состав групп, уточнить их эволюционные тенденции.

Подсемейство Coptidoideae Tam.

Подсемейство Coptidoideae монотипное, состоит из трибы Coptideae Langlet.

Триба Coptideae Langlet

Триба Coptideae включает, в трактовке М.Тамуры (Tamura, 1968), три рода, Coptis, Xanthorhiza, Asteropyrum Hutch., систематическое положение которых дискуссионное. Общие морфологические признаки цветков (двойной околоцветник из лепестковидных чашелистиков и более мелких трубчатых лепестков, плодолистики с несколькими семязачатками) и плодов (листовки) их видов присущи также другим родам семейства Ranunculaceae, поэтому вышеназванные роды при изучении данного семейства включались разными авторами в состав различных таксономических групп. Так, род Xanthorhiza входил в семейство Paeoniaceae (DeCandolle, 1824) триб Helleboreae (Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1887) и Isopyreae (Lotsy, 1911), род Coptis рассматривался в составе триб Helleboreae (DeCandolle, 1824; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1887) и Isopyreae, род Asteropyrum сравнительно недавно (Drummond, Hutchinson, 1920) выделен из состава рода Isopyrum.

Анатомические (Lotsy, 1911), кариологические (Langlet, 1932; Gregory, 1941) и палинологические (Kumazawa, 1936; Савицкий, 1978, 1982) данные подтвердили близость родов Xanthorhiza и Coptis, так как сосудистые пучки у видов расположены по кругу, не образуют цилиндр, их виды принадлежат к одному кариотипу (мелкие хромосомы, основное число x = 9 или 18), палинотипу (пыльцевые зерна многопоровые сфероидальные, с мелкобугорчатой или мелкошипиковатой поверхностью). Кроме того, виды обоих родов содержат берберидин, отсутствующий у представителей других родов Ranunculaceae (Tamura, 1968). Жизненные формы их различны (Зиман, 1977б), но есть общие признаки морфоструктуры побегов.

Род Xanthorhiza монотипный, состоит из X.apiifolia L'Herit., сведения о морфологических и эколого-географических особенностях которого содержатся в ряде флористических работ (Davis, 1900; Jones, Fuller, 1955; Radford et al.; 1968, Keener, 1977). X.apiifolia произрастает в горно-лесных тенистых или полутенистых местообитаниях и является эндемиком Атлантическо-Североамериканской области. Данный вид не является редким растением, так как спорадически встречается на территории 10 штатов США (Вирджиния, Кентукки, Теннесси, Алабама, Миссури, Джорджия и др.).

Мы, рассмотрев гербарные образцы данного вида в коллекциях Института ботаники АН УССР (KW), БИНа АН УССР (LE) и Московского университета (MW), описали его жизненную форму как кустарничковую полурозеточную придаточно-корневую. Побеги X.apiifolia имеют в надземной части вид тонких (диаметром 5—10 мм) прямостоячих стволиков высотой 15—50 см, одиночных, реже дихотомически ветвящихся и одревесневающих на всем протяжении. Побеги заканчиваются розетками из 8—10 перистосложных листьев с клиновидно-ромбическими сегментами длиной 5—10 см и диаметром 3—5 см. Из пазух внешних листьев выходят поникшие метельчатые соцветия, кроме того, на всем протяжении побегов заметны поперечные рубцы — следы отмерших листьев. Подземная часть побегов — короткие восходящие корневища.

На основании анатомических данных М.Тамура (Tamura, 1963, 1968) рассматривает древесину X.apiifolia как вторичную, что позволяет считать его кустарничковую жизненную форму производной от травянистой. Цветки с циклическим расположением элементов. Околоцветник двойной 5-член-

ный, лепестки трубчатые, мелкие, тычинок 5—10, плодолистиков 2—10. Они содержат по 2 семязачатка, а плоды — односеменные сочные листовки. Пыльцевые зерна многопоровые, сфероидальной формы, с мелкошипиковатой поверхностью, тонкой (0,8—1 мкм) экзиной и тонким покровом (Савицкий, 1982), основное число хромосом x = 18 (тетраплоид).

Род Coptis включает 15 видов, дизъюнктивно распространенных в 15 провинциях 5 флористических областей Восточной Азии и Северной Америки. Сведения по морфологическим и эколого-географическим особенностям видов рода содержатся в ряде работ (Hooker, 1875; Бобров и др., 1937; Jones, Fuller, 1955; Hulten, 1968; Ohwi, 1965; Воробьев и др., 1966). Кроме того, ряд авторов специально рассматривали вопросы систематики Coptis. Так, И.Торрей и А.Грей (Torrey, Gray, 1838) выделили секции Chrysa, Chrysocoptis, Pterophyllum, а С.Сатаке (Satake, 1949) описал подроды Chrysa, Metacoptis и секцию Japonocoptis. Наибольший вклад в изучение рода Coptis сделал М.Тамура (Tamura, 1968в, 1978, 1981), осуществивший детальные анатомо-морфологические исследования нескольких видов и критически пересмотревший весь род. Согласно С.Сатаке и М.Тамуре, данный род состоит из 2 подродов, монотипного подрода Coptis (=Chrysa), а также многовидового подрода Metacoptis Satake, включающего 3 секции (Metacoptis, Japonocoptis Satake, Pterophyllum Torr. et A.Gray.). Для уточнения морфологических характеристик видов Coptis мы рассмотрели в гербарных коллекциях KW, LE, BP гербарные образцы 9 видов (C.trifolia (L.) Salisb., C.teeta Wall., C.chinensis Franch., C.japonica (Thunb.) Makino, C.oligodonta Satake, C.brachypetala Sieb. et Zucc., C.occidentalis (Nutt.) Torr., C.quinquefolia (Miq.) Maxim., C.asplenifolia Salisb.), охватывающие все таксономические подразделения данного рода.

Оказалось, что род Coptis является гетероморфным по многим признакам вегетативных и генеративных органов, несмотря на сравнительно небольшое количество видов, что мы склонны связывать с различной экологической приуроченностью видов и древней географической разобщенностью их отдельных групп. Так, многие виды входят в состав Восточногималайской, Северобирманской, Тайваньской, Маньчжурской, Японо-Корейской провинциальных флор Восточноазиатской области и произрастают там в высокогорно-луго-

вых и лесных местообитаниях. Часть видов распространены в горных лесах Северной Америки (Аппалачская, Ситкано-Орегонская и Калифорнийская провинции), а один вид (C.trifolia) произрастает преимущественно в открытых тундровых местообитаниях и характеризуется дизъюнктивным палеарктическим ареалом, включающим северо-восток Азии и север Северной Америки.

Все виды Coptis представляют собой травянистые поликарпики, но морфоструктура их побегов, а также форма листьев различны. У большинства видов корневая система из придаточных корней, но один вид (C.lutescens Tam.) обладает, судя по авторскому рисунку генеративной особи (Tamura, 1978), стержневой корневой системой. Для многих видов Coptis характерны полурозеточные побеги. У них большинство листьев сосредоточено в прикорневой розетке, а два или три листа, мелкие, сидячие, есть в верхней части стебля. У некоторых видов (C.quinquefolia, C.occidentalis, C.oligodonta) наблюдается розеточная структура побегов. Прикорневые листья тройчатосложные (C.trifolia, C.teeta и др.), а также тройчатоперистосложные (C.chinensis, C.asplenifolia, C.lutescens и др.), но встречаются и пальчато-раздельные листья (C.quinquefolia). Большинство прикорневых листьев с развитой пластинкой и длинными черешками, часть их имеет вид пленчатых чешуй. Стеблевые листья цельные узколанцетные или тройчатолопастные, длиной 2—5 мм.

Генеративные побеги большинства видов заканчиваются ботриоидными брактеозными соцветиями, у некоторых видов (C.trifolia, C.quinquefolia, C.oligodonta) цветки одиночные. Побеги многих видов возобновляются и нарастают симподиально, но есть виды (C.trifolia, C.asplenifolia, C.occidentalis) с моноподиальным возобновлением побегов. У большинства видов подземная часть побегов имеет вид длинных корневищ, часть видов (C.brachypetala, C.oligodonta) относится к короткокорневищным, один вид (C.lutescens) каудексовый. Для цветков Coptis характерны спиральное расположение элементов, двойной околоцветник из нестабильного числа членов. Чашелистиков 5—6, широкоэллиптические (C.trifolia) или узколанцетные (остальные виды), длина 10—15 мм. Лепестков 8—11, длиной 3—15 мм, трубчатые (виды подрода Coptis и секции Japonocoptis) или плоские (виды секций Metacoptis и Pterophyllum), иногда лишены нектарников. Андроцей многочисленный, плодолистиков 6—12, на ножках,

с длинными или короткими столбиками. Плоды — многолистовки, содержат множество семян. У части видов цветки несовершенные. М.Тамура (Tamura, 1968, 1981), обратив внимание на то, что плодолистики Coptis вверху незамкнуты (уникальное в семействе Ranunculaceae явление), считает этот признак важным показателем примитивности и обособленного положения данного рода. Пыльцевые зерна видов Coptis относятся к многопоровому типу, с бугристо-бородавчатой поверхностью, сравнительно толстыми экзиной и покровом (Савицкий, 1982). Все виды рода — диплоиды (x = 9).

Характерной чертой анатомического строения черешков листьев и средней жилки пластинки у видов данного рода являются медианные проводящие пучки с двойным следом (Tamura, 1968, 1981), которые М.Тамура рассматривает как остаточное проявление исходной дихотомии. Но узлы обычные, 3- или 5-лакунные, черешки дорсивентрального типа.

Род Asteropyrum монотипный — состоит из A.peltatum Drumm. et Hutch., эндемичного для запада Восточноазиатской области (Сикано-Юньнаньская провинция) и произрастающего в тенистых местообитаниях горного лесного пояса на высоте около 3 тыс. м. Этот вид был описан в составе рода Isopyrum (Franchet, 1886), затем выделен из Isopyrum в качестве монотипного рода (Drummond, Hutchinson, 1920) и сравнительно недавно был включен в трибу Coptideae (Tamura, 1968). В результате изучения литературы, содержащей сведения о A.peltatum (Franchet, 1886; Hutchinson, 1920; Handel-Mazzetti, 1939; Tamura, 1968), а также пересмотра гербарных образцов в коллекции БИНа АН СССР мы описали этот вид (Зиман, 1977б) как полурозеточный симподиальный короткокорневищный придаточнокорневой травянистый поликарпик. Прикорневые листья с цельной округлой пластинкой, а черешок отходит от ее центра (редкая в семействе Ranunculaceae щитовидная форма), часть прикорневых листьев в виде пленчатых чешуй. Стеблевых листьев два, редуцированные, узколанцетные, длина 2—4 мм, стебли простые, высота 10—20 см, цветки одиночные.

Для них характерно наличие двойного околоцветника из широкоэллиптических чашелистиков длиной 5—7 мм и более мелких трубчатых лепестков. Андроцей многочленный, гинецей состоит из 10 плодолистиков с многочисленными семязачатками, плоды — звездчато распростертые листовки на ножках.

У Asteropyrum отмечены многопоровые пыльцевые зерна (Chen, 1973), которые по морфологическим особенностям кажутся этому автору ближе к пыльцевым зернам рода Thalictrum, а также мелкие хромосомы R-типа с основным числом x = 8 (Chang, 1982).

Подсемейство Thalictroideae Langlet

Подсемейство Thalictroideae Langlet состоит из трибы Thalictreae Langlet

Триба Thalictreae Langlet

Триба Thalictreae включает роды Thalictrum и Anemonella, виды которых обладают мелкими хромосомами T-типа (x = 7) и односемянными плодами-орешками. К роду Thalictrum относится около 150 видов, широко распространенных в Евразии, Африке, Северной и Южной Америке. Некоторые сведения об эколого-морфологических особенностях видов этого рода содержатся во многих вышеупоминавшихся региональных флористических работах, а также ряде специальных работ (Бочанцева, 1973; Keener, 1976; Riedl, 1979). Побегообразование и сезонные ритмы Th.minus изучали А.Лукасевич, Г.М.Денисова (1965); А.Н.Луферов (1981, 1982а, б), А.Н.Луферов, Р.П.Барыкина (1982) рассмотрели возрастные изменения жизненной формы 5 видов (Th.filamentosum, Th.tuberiferum Maxim., Th.baicalense Turcz., Th.aquilegifolium L., Th.contortum L.), заключающиеся в переходе от розеточных моноподиальных к безрозеточным симподиальным побегам, у некоторых видов — от коротких корневищ к длинным.

Мы рассмотрели в гербарных коллекциях 14 ботанических учреждений жизненные формы более чем 120 видов Thalictrum, опубликовав часть результатов (Зиман, 1981а). Кроме того, мы изучали в природе возрастные изменения жизненных форм у семи видов (Th.minus, Th.simplex, Th.aquilegifolium — на Украине, Th.petaloideum L. — на Алтае, Th.foetidum L. — на Кавказе, Th.collinum Wall., Th.isopyroides C.A.Mey. — в горах Средней Азии). Цветки видов Thalictrum обладают простым околоцветником. Венчик отсутствует, а чашечка состоит из нестабильного числа листочков, часто мелких и быстро опадающих, иногда крупных и ярких. Андроцей и гинецей многочленные. У ряда видов с малоза-

метным околоцветником тычинки с длинными и яркими нитями. В пределах рода наблюдается редукция элементов андроцея или гинецея (однополые цветки, двудомные или полигамные растения). Плоды — орешки, сидячие или на ножках, сжатые, иногда почти шаровидные, с длинным или коротким согнутым носиком. Все виды Thalictrum являются надземно прорастающими травянистыми поликарпиками, во взрослом состоянии с тройчато- или перистосложными листьями (у части видов развиты прилистники), безрозеточными или полурозеточными симподиально возобновляющимися побегами, короткими или длинными корневищами, цимоидными или ботриоидными соцветиями, придаточной корневой системой из тонких или клубневидно утолщенных корней. Пыльцевые зерна у всех видов Thalictrum близкого строения — многопоровые сфероидальные с мелкошиповатой экзиной (Daumann, 1969; Hsi I — Chen, 1975; Савицкий, 1978, 1982). По данным кариологических исследований (Gregory, 1941; Бочанцева, 1972), среди видов Thalictrum преобладают полиплоиды.

Системы рода Thalictrum (DeCandolle, 1824; Lecojer, 1885; Prantl, 1887) основывались преимущественно на различиях в форме плодов, сравнении размеров чашелистиков и тычинок. В современной системе Thalictrum (Boivin, 1944; Tamura, 1968) главным критерием для выделения подродов было наличие обоеполых или однополых цветков, а секции внутри их отличаются, как и прежде, морфологическими особенностями плодов, иногда листьев. Эволюционно значимыми морфологическими признаками видов Thalictrum являются, по нашему мнению, типы цветка (обоеполые или однополые), типы побегов и корней, форма листьев. Виды подрода Thalictrum, состоящего из растений с обоеполыми цветками, примитивнее видов подрода Lecojerium Boiv., большинство которых являются полигамно-двудомными растениями.

По признакам листьев наиболее примитивными можно считать секции, содержащие виды с тройчатосложными листьями (Piuttia Tam. — Th.rotundifolium DC., Camptonotum Prantl — Th.dalzellii Hook.), а также секцию Physocarpum DC., один из видов которой, Th.coreanum Levl., обладает дважды тройчатыми листьями с щитовидными пластинками сегментов — черешки прикреплены к середине пластинок. В эту же группу можно отнести виды секции Pelteria Boiv. (Th.peltatum DC.) с щитовидными сегментами дважды или трижды тройчато перистых листьев.

По структуре побегов сравнительно низкое эволюционное положение занимают секции, виды которых характеризуются полурозеточными надземными побегами (часть видов Camptonotum, Erythrandra Boiv., Physocarpum, все виды Boivinia Tam., Cincinneria Boiv., Pelteria) и короткими корневищами (виды Piuttia, Camptonotum, Physocarpum, Omalophysa Turcz., Cincinneria, Pelteria). По характеру корней к примитивным относятся секции, виды которых обладают мономорфными корнями без клубневидных утолщений (виды Tripterium DC., Omalophysa, Boivinia, Pelteria, Heterogamia Boiv., Leucocoma (Greene) Boiv.). Подрод Thalictrum включает более 100 видов, распространенных в Евразии и единично (Th.alpinum) в Северной Америке.

Секция Piuttia монотипная, из гималайского эндемика Th.rotundifolium, произрастающего в высокогорных местообитаниях и обладающего тройчатосложными листьями с цельными кожистыми сегментами округло-сердцевидной формы. Побеги безрозеточные, корневища короткие, корни веретеновидные. Монотипной является также секция Tripterium из Th.aquilegifolium — евразиатского опушечно-лесного вида, для которого во взрослом состоянии характерны безрозеточная структура, симподиальное возобновление и однолетний цикл развития побегов, ортотропные короткие корневища, немного утолщенные придаточные корни (рис. 28). 28 Рисунок

Проростки этого вида имеют, по данным наших наблюдений в Карпатах, длинночерешковые семядоли с округлоэллиптической пластинкой, на верхушке с выемкой, гипокотиль длиной 10—20 мм и нитевидный первичный корешок. Ювенильные растения обладают стержневым корнем только первый год жизни, они однолистные, с тройчатосложной пластинкой из широколанцетных крупнозубчатых, впоследствии трехлопастных сегментов. Придаточные корни у них в пучке утолщены, а главный побег завершает развитие как открытый удлиненный, в то время как его базальная часть является основой для образования короткого эпигеогенного ортотропного корневища. Мы наблюдали на опытном участке в Феофании эфемерно розеточную структуру побегов ювенильных и взрослых растений в начале апреля, а затем в августе. Для Th.aquilegifolium характерны цимоидные фрондулозные соцветия, но на открытом опытном участке иногда развивались одноцветковые генеративные побеги.

Секция Camptonotum включает около 10 видов, распро-

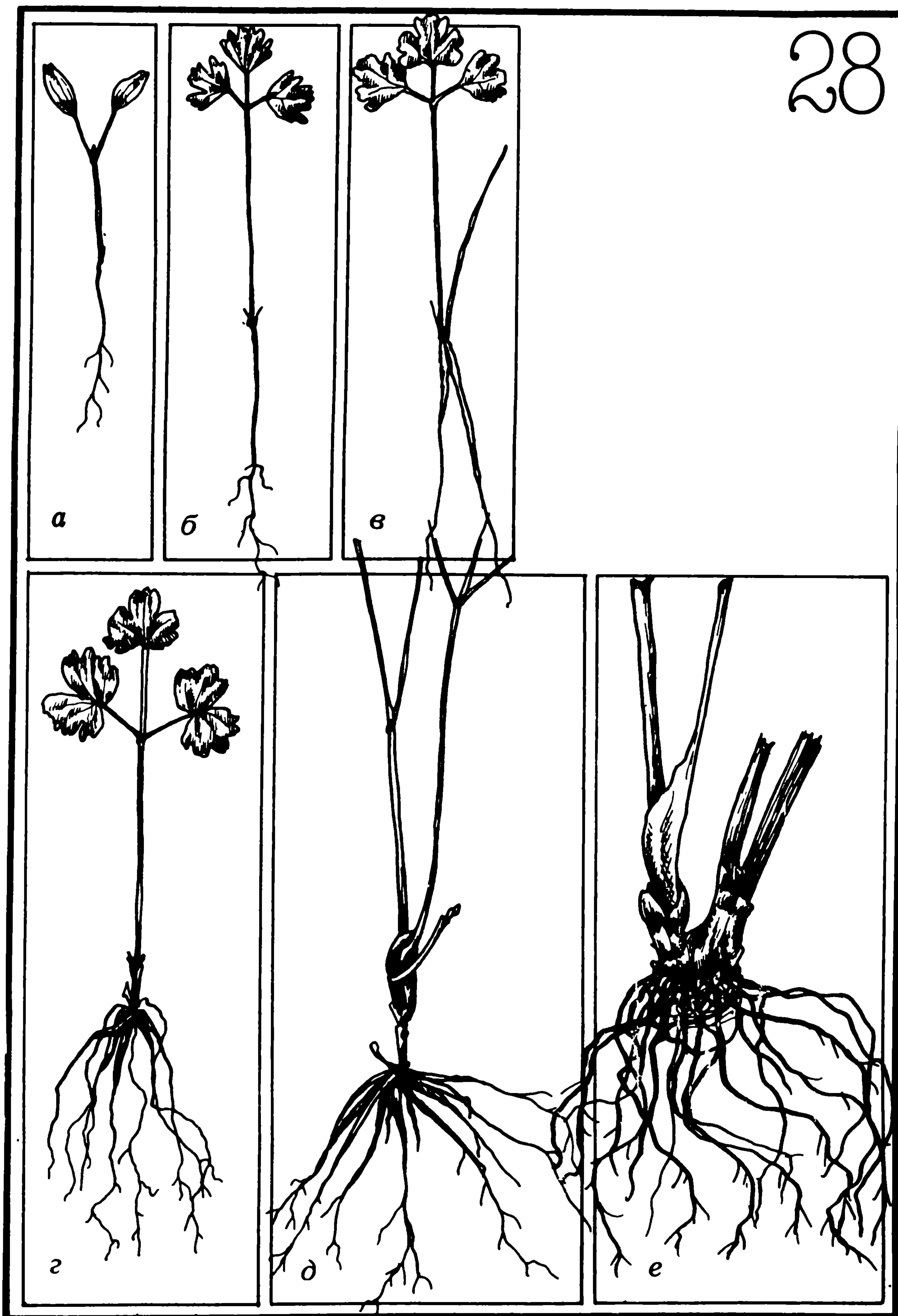


Рис. 28. Основные возрастные состояния Thalictrum aquilegifolium:
а – проросток, *б, в* – ювенильные растения, *г* – виргинильное растение, *д, е* – генеративное растение

страненных в горно-лесных и луговых местообитаниях Восточной Азии. Th.ruthaefolium Hook. et Thom. произрастает в Западном Китае на высоте 4—4,5 тыс. м, а Th.tuberosum L. встречается в горно-петрофитных местообитаниях Южной Европы (Испания). Характерной чертой этого вида, отличающей его от других видов рода, является наличие листочков околоцветника длиной 2—4 см, от других видов секции он отличается полурозеточной структурой и многолетним циклом развития побегов. Остальным видам секции Camptonotum присущи безрозеточные побеги, короткие корневища, утолщенные корни и перистосложные листья.

В состав секции Erythrandra входит около 20 видов, произрастающих в Азии (Сибирь, Алтай, Дальний Восток, Китай, Япония). Виды подсекций Baicalensia Tam. и Acteaefolia Tam. — Th.baicalense распространены преимущественно в лесных местообитаниях (мезофиты-сциофиты) и обладают во взрослом состоянии безрозеточными надземными побегами и корневищами двух типов — короткие многолетние эпигеогенные, длинные горизонтальные недолговечные гипогеогенные. Листья дважды или трижды перистосложные, с крупными кожистыми сегментами, корни без утолщений.

Виды подсекции Petaloidea Tam. (Th.petaloideum) приурочены к открытым более или менее сухим местообитаниям (ксерофиты-гелиофиты) и являются полурозеточными короткокорневищными растениями с мелкими сегментами дважды, трижды перистосложных листьев. Корни сбежистые, немного утолщенные. Для ювенильных растений Th.baicalense, по данным А.Н.Луферова (1982а), характерны полурозеточная структура и моноподиальное нарастание открытого главного побега, раннее развитие придаточных корней и гипогеогенное развитие плагиотропных корневищ. Мы наблюдали у ювенильных растений Th.petaloideum развитие безрозеточных надземных побегов и длинных корневищ.

Виды секции Physocarpum (Th.tuberiferum, Th.filamentosum и др. — всего около 40) распространены в Восточной и Юго-Восточной Азии (включая Малезию и Новую Гвинею), опушечно-лесных местообитаниях. Для Th.tuberiferum характерны, по данным А.Н.Луферова (1982а), тройчатосложная форма первого листа, розеточная структура главного и боковых вегетативных побегов, образование столонообразных длинных корневищ, раннее отмирание главного корня и клубнеобразное утолщение части придаточных корней. Генератив-

ные побеги полурозеточные многолетние, возобновляются симподиально. Th.filamentosum отличается более интенсивным развитием длинных корневищ, выпадением ювенильной фазы и преобладанием вегетативного размножения над семенным.

Секция Thalictrum включает более 30 видов, спорадически распространенных в Евразии и Северной Америке и обладающих широкой экологической амплитудой.

Рассмотрев возрастные особенности побегообразования у Th.minus, Th.simplex, Th.collinum, Th.foetidum, Th.isopyroides и жизненные формы взрослых растений других видов этой секции, мы отметили, что как ювенильным, так и взрослым растениям присущи безрозеточная структура и однолетний цикл развития вегетативных и генеративных побегов, главный побег развивается как открытый, главный корень рано отмирает, первый лист имеет тройчатосложную форму, другие листья дважды или трижды перистосложные. Придаточные корни неутолщенные, корневища двух типов, короткие многолетние и длинные недолговечные. Мы, как и Г.М.Денисова (1965), отмечаем интенсивное образование длинных корневищ у виргинильных и молодых генеративных растений Th.minus и других видов этой группы и почти полное отсутствие их у средневозрастных и особенно сенильных растений.

Th.isopyroides, дизъюнктивно распространенный на Кавказе, в горах Средней Азии, Малой и Передней Азии, Алтая, Средиземноморья, а также в Гималаях (открытые, часто сухие местообитания), и Th.alpinum — аркто-альпийский палеарктический вид, отличаются сосредоточением листьев в нижней части стебля в так называемой ложной розетке (длина междоузлий 1—3 мм). Надземные побеги многочисленные, в верхней и средней частях почти безлистные. Для Th.isopyroides характерны эфемероидный цикл развития и короткие корневища, у Th.alpinum развиваются короткие и длинные корневища.

Секция Omalophysa представлена почти 20 видами (Th.sparsiflorum Turcz. и др.) с палеарктическим ареалом, обладающими безрозеточными побегами, короткими корневищами, перистыми листьями и тонкими придаточными корнями. Подрод Lecojerium состоит из 5 секций, виды которых распространены преимущественно в Западном полушарии.

Секция Cincinneria представлена в основном африканскими (Th.stolzii Ulbr.) и южноамериканскими (Th.cincinna-

tum Boiv.) видами, произрастающими в горно-тропических лесах на высоте 2—3 тыс. м, один вид, Th.macrocarpum Gren., является южноевропейским (Пиренеи) эндемиком. В состав секции входит около 10 видов, для которых характерны полурозеточные надземные побеги, короткие корневища, перистосложные листья, обоеполые цветки.

Секция Boivinia включает около 30 видов, преимущественно с однополыми цветками (Th.podocarpum H.B.K.), распространенных в горах Центральной и Южной Америки (Анды) на высоте 1,5—4,5 тыс. м, а в отдельных случаях (Th.decipiens Boiv.) поднимающихся до 5,7 тыс. м. Экологическая амплитуда произрастания видов этой секции широкая — влажные лесные, а также луговые и петрофитные местообитания. Виды данной секции обладают полурозеточными побегами, короткими корневищами, придаточными корнями без утолщений, перистосложными листьями.

Из ореофитов, произрастающих в горах Центральной Америки (Мексика), состоит секция Pelteria, включающая около 10 видов (Th.peltatum DC. и др.). Это мезофиты-сциофиты, приуроченные к лесным местообитаниям и обладающие, как и виды предыдущей секции, полурозеточными побегами, короткими корневищами, корнями без утолщений и перистосложными листьями. Главное отличие их заключается в щитовидной форме сегментов листовых пластинок. Цветки преимущественно однополые.

Секция Heterogamia представлена исключительно двудомными растениями с однополыми цветками (Th.dioicum L.) — всего около 25 видов, распространенных в Северной и частично Центральной (Мексика) Америке. Виды этой секции встречаются преимущественно в лесных влажных местообитаниях низкогорья или равнин, в горах поднимаются до 2,5 тыс. м. Побеги безрозеточные, корневища короткие, у ряда видов (Th.occidentale A.Gray) отмечено наличие столонов, для Th.debile Bukl. характерен извитой стебель.

Секция Leucocoma состоит из 6 видов (Th.revolutum DC.) полигамных растений, распространенных в лесных местообитаниях Северной Америки и обладающих безрозеточными побегами, корневищами двух типов (короткие и длинные столонообразные) и тонкими корнями.

Род Anemonella монотипный, состоит из A.thalictroides Spach, выделенного из состава Thalictrum. Это сциофит-мезофит, распространенный в широколиственных лесах

Северной Америки (Атлантическо-Североамериканская область), для которого характерны полурозеточная структура побегов (часть прикорневых листьев чешуевидные), их симподиальное возобновление, короткие ортотропные корневища, клубневидно утолщенные придаточные корни. Прикорневые листья дважды тройчато рассеченные, стеблевые листья тройчато рассеченные, в прицветном покрывале, соцветие зонтиковидное. Цветки с простым околоцветником из 5—10 листочков широкоэллиптической формы, длиной 8—10 мм, количество элементов андроцея и гинецея нестабильное, плоды — орешки.

Подсемейство Hydrastidoideae Engl. et Gilg.

Триба Hydrastideae Torr. et A.Gray монотипная, состоит из монотипного рода Hydrastis L., представленного H.canadensis L., эндемичного для Атлантическо-Североамериканской области и приуроченного к влажным лесным местообитаниям. Это травянистый поликарпик с одиночными полурозеточными симподиальными побегами высотой 50—60 см, коротким восходящим корневищем, придаточной корневой системой. Листья пальчато рассеченные, с сердцевидным основанием и клиновидно-ромбическими крупнозубчатыми сегментами. Часть прикорневых листьев чешуевидная. Цветки одиночные, с простым околоцветником из трех быстро опадающих листочков, множеством тычинок и плодолистиков с одним-двумя семязачатками, плоды — ягоды. Пыльцевые зерна трехбороздного типа сфероидальные, черешки листьев радиального типа. Хромосомы мелкие T-типа ($x = 13$). Для H.canadensis характерны лестничная перфорация сосудов и наличие в корнях берберидина (Tamura, 1968).

Глава III

Таксономическая значимость морфологических признаков и предложения к системе Ranunculaceae Juss.

По результатам сравнительно-морфологического анализа семейства мы установили диагностичность и соответственно таксономическую значимость морфологических признаков вегетативных органов его представителей, а также уточнили диагностичность признаков цветков и плодов. Признаки цветков и плодов чаще всего диагностичны на уровне родов, признаки побегов и корневых систем — на уровне подродов и секций, признаки листьев — на уровне рядов и видов.

На надродовом уровне (уровне триб) характерны немногие признаки цветков — зигоморфный околоцветник у родов трибы Delphineae, кольцо из сросшихся стаминодиев между андроцеем и гинецеем у родов трибы Aquilegeae. Признаков цветка, диагностичных для подсемейств, нет.

Родовыми признаками цветка являются расположение элементов (круговое или спиральное), характер околоцветника (двойной или простой, бесшпорцевый или шпорцевый), чашечки (из нестабильного числа листочков или пятичленная), венчика (из трубчатых или плоских лепестков, с нектарниками или без них, свободнолепестный или сростнолепестный, из неопределенного числа лепестков, пятичленный или одно-двучленный), гинецея (апокарпный или синкарпный, много-, дву- или одночленный, из плодолистиков на ножках или сидячих).

Часть признаков цветка-двойной или простой околоцветник, трубчатые или плоские лепестки, гинецей из нескольких или одного плодолистика, апокарпия или синкарпия — являются для некоторых родов групповыми и соответствуют уровню секций. Групповыми почти всегда являются такие различия, как опадающая или остающаяся во время плодоношения чашечка, лепестки с ноготками или сидячие, тычинок и плодолистиков много или определенное количество, цветки обоеполые или однополые. Различия в форме, окраске, размерах и опушении элементов цветка являются преимущественно межвидовыми.

По типам плодов роды семейства делятся на две группы: в подсемействах Helleboroideae, Isopyroideae, Coptidoideae плоды многосемянные, в подсемействах Ranunculoideae, Hydrastidoideae, Thalictroideae — односемянные. В семействе преобладают сухие плоды, а наличие сочных плодов — признак, диагностичный для нескольких родов из разных триб и подсемейств. Наблюдаются переходы внутри триб и родов от многосемянных к односемянным плодам. К родовым признакам вегетативных органов частично относятся одревеснение надземных побегов, длительность жизни растений, возобновление побегов, типы подземных побегов, типы корневых систем, на уровне триб диагностичны такие признаки, как дихотомическое жилкование листьев (Kingdonieae), стеблевые листья в мутовке — прицветном покрывале (Anemoneae) или супротивные (Clematideae), но жизненных форм, характерных для отдельных триб или подсемейств, нет.

Большинство существенных признаков побегов (травянистые или с одревеснением, прямостоячие, ползучие или лианные, из коротких или длинных метамеров, симподиально или моноподиально возобновляющиеся, главный побег закрытый или открытый, подземные побеги — ветви каудекса, короткие или длинные корневища, а также клубни, с очередным, супротивным или мутовчатым расположением листьев, с надземным или подземным прорастанием, двусемядольные или односемядольные, с ассимилирующими или чешуевидными прикорневыми листьями, зимнезеленые или летнезеленые), а также корневых систем (стержневого или придаточнокорневого типа, из мономорфных или диморфных корней) диагностичны преимущественно на внутриродовом уровне.

Для подсемейств Ranunculaceae отсутствуют диагностические морфологические признаки генеративных и вегетативных органов, но они образуют три группы, обособленные по морфологии хромосом: роды Helleboroideae, Ranunculoideae с крупными спиральными хромосомами и x = 8, 7, 6; роды Isopyroideae, Thalictroideae, Hydrastidoideae с мелкими согнутыми хромосомами и x = 13 или 7, роды Coptidoideae и Kingdonia с мелкими короткими хромосомами и x = 9,8.

Род Kingdonia по кариотипу ближе к родам Coptidoideae, но обособлен по морфологии листьев (дихотомическое жилкование), род Hydrastis также обособлен по признакам кариотипа и цветков.

Учитывая наличие большого числа общих признаков цветков и жизненных форм у родов Helleboroideae и Ranunculoideae, с одной стороны, Isopyroideae, Thalictroideae — с другой, значительные отличия по многим признакам родов Kingdonia и Hydrastis, считаем, что рангу подсемейств в семействе Ranunculaceae соответствуют пять групп — Ranunculoideae, Thalictroideae, Coptidoideae, Kingdonioideae, Hydrastidoideae.

Таким образом, семейство Ranunculaceae в нашей трактовке состоит из 5 подсемейств, 14 триб и 47 родов. Его система должна иметь следующий вид.

Подсемейство Ranunculoideae Hutch.

1. Триба Trollieae Langlet

Роды Trollius L., Caltha L., Calathodes Benth. et Hook.

2. Триба Cimicifugeae Torr. et A.Gray

Роды Cimicifuga L., Actaea L., Anemonopsis Sieb. et Zucc., Souliea Franch., Beesia Balf. et Smith

3. Триба Helleboreae DC., подтрибы Helleborinae Spach, Nigellinae Spach, Eranthiinae subtr. nov.

Роды Helleborus L., Eranthis Salisb., Nigella L.

4. Триба Delphineae Benth. et Hook.

Роды Aconitum L., Delphinium L., Consolida S.F.Gray, Aconitella Spach

5. Триба Anemoneae DC.

Роды Anemone L., Pulsatilla Mill., Hepatica Mill., Barneoudia Gay., Knowltonia Salisb.

6. Триба Clematideae DC.

Род Clematis L.

7. Триба Ranunculeae DC. Подтрибы Adonidinae Lotsy, Trautvetterinae Tam., Ranunculinae Lotsy

Роды Adonis L., Callianthemum C.A.Mey., Trautvetteria Fisch. et Mey., Ranunculus L., Myosurus L., Ceratocephala Moench., Paroxygraphis W.W.Smith, Laccopetalum Ulbr., Hamadryas Comm. et Juss.

Подсемейство Thalictroideae Langlet

8. Триба Aquilegeae Kem. — Nath.

Роды Aquilegia L., Semiaquilegia Makino, Urophysa Ulbr.

9. Триба Isopyreae Benth et Hook.

Подтрибы Isopyrinae Spach, Paraquileginae subtr. nov.

Роды Isopyrum L., Enemion Rafin., Dichocarpum Wang et Hsiao, Anemonella Spach, Paraquilegia Drumm. et Hutch., Paropyrum Ulbr., Alexeya Pachom., Leptopyrum Reichb.

10. Триба Thalictreae Langlet
Род Thalictrum L.
Подсемейство Coptidoideae Tam.
11. Триба Coptideae Langlet
Роды Coptis Palisb., Xanthorhiza L'Herit.
12. Триба Asteropyreae Chang
Род Asteropyrum Drumm. et Hutch.
Подсемейство Kingdonioideae subfam. nov.
13. Триба Kingdonieae Chang et Wang
Род Kingdonia Balf. et Smith
Подсемейство Hydrastidoideae Engl. et Gilg.
14. Триба Hydrastideae Torr. et A.Gray
Род Hydrastis L.

Различия внутри родов по вышеупомянутым признакам побегов и корневых систем, коррелирующие с признаками цветков и плодов или между собой, были для нас основанием пересмотра систем гетероморфных родов Trollius, Helleborus, Aconitum, Delphinium, Anemone, Pulsatilla, Clematis, Adonis, а также структуры части триб.

Подсемейство Helleboroideae

Триба Trollieae. В роде Trollius диагностичность основных признаков побегов наряду с вариабельностью признаков цветков, плодов и листьев позволяет считать две биоморфологические группы, выделенные нами по особенностям побегообразования, соответствующими таксономическому рангу подродов Trollius subgen. nov. и Acaulitrollius subgen. nov.

Мы не признаем родовой самостоятельности Hegemone Bunge — Trollius lilacinus и других видов, морфоструктура побегов и листьев взрослых растений которых, а также возрастные особенности характерны для остальных видов рода Trollius. Особенности их цветков находятся в пределах межвидовых различий в секции Acaulitrollius, поэтому мы поддерживаем предложение А.Дорошевской (Doroszewska, 1974) о включении T.lilacinus в состав последней. Род Megaleranthis Ohwi мы включаем в состав рода Trollius на основании тех же, что и для Hegemone, аргументов и относим его вид по типу побегов в подрод Trollius в качестве монотипной секции.

Таким образом, род Trollius состоит в нашей трактовке из двух подродов и восьми секций: подрод Trollius — из секций Trollius, Longipetala Dor., Yunnannotrollius Dor., Insulaetrol-

lius Dor., Megaleranthis sect. nov., подрод Acaulitrollius — из Acaulitrollius Dor., Pumilotrollius Dor., Laxotrollius Dor.

Subgen. Trollius, subgen. nov. Caules floriferi apices, inflorescentia cymosae. Folia radicalia rosulata, folia caulina sessilia et petiolata. Phizomata ramificantia ascendentia. Subgen. Acaulitrollius Ziman, subgen. nov. Caules floriferi axillare, flores solitaria. Folia omnia radicalia rosulata, folia caulina nulla vel paryae. Rhizomata simplices verticale.

В роде Caltha секции Caltha и Psychrophila Prantl сильно разобщены (виды Caltha распространены в голарктических, виды Psychrophila — в голантарктических областях Северного и Южного полушарий), но имеют больше сходства (типы строения цветков и плодов, жизненная форма, экологические особенности), чем различий (форма элементов околоцветника и листьев), и это дает основание относить их к одному роду.

Род Beesia по признакам цветков, плодов, соцветий, побегов отличается от других родов трибы и должен быть из нее исключен.

Таким образом, триба Trollieae состоит из родов Trollius, Caltha и Calathodes, общими признаками которых являются ациклические цветки, плоды многолистовки, многолетний цикл жизни растений, полурозеточная структура побегов, придаточнокорневая система.

Триба Cimicifugeae. Признаки жизненных форм диагностичны для всех родов, межродовые различия относятся преимущественно к признакам цветков и плодов. Роду Beesia присущи основные признаки цветков, побегов и корневых систем, характерные для других родов этой трибы, поэтому целесообразно возвратить Beesia в ее состав. Нельзя согласиться с предложением Л.М.Кемулариа-Натадзе (1966) выделить род Actaea в самостоятельное семейство, так как его отличия от других родов трибы несущественны.

Триба Helleboreae. В гетероморфном роде Helleborus различия между видами трех описанных нами биоморфогрупп соответствуют уровню секций, так как они константны и более существенны, чем различия секций, выделенных ранее преимущественно по признакам цветков.

Мы не можем согласиться с выделением части видов Eranthis с одной семядолей и многолетними клубнями в род Schibateranthis Nakai, так как отличий по морфологическим признакам цветков, листьев и побегов, а также анатомиче-

ским, палинологическим и кариологическим особенностям у них нет, а односемядольность носит (по данным Haccius, 1960) факультативный характер.

Для родов Nigella, Komaroffia, Garidella характерны общие признаки строения цветка (циклические, двойной пятичленный околоцветник, трубчато-двугубые лепестки, синкарпный гинецей), жизненной формы (полурозеточные стержнекорневые однолетники), общий тип проводящих пучков в черешках листьев-редукционный кариотип, а также пыльцевые зерна одного типа, что позволяет согласиться с мнением авторов (Бобров и др., 1937, Chater et al., 1964), относящих их к одному роду Nigella.

Таким образом, триба Helleboreae состоит из родов Helleborus, Eranthis, Nigella, существенно различающихся жизненными формами, проводящими пучками, палинологией, кариотипами и в значительной степени цветками, относящихся к различным подтрибам и, возможно, не связанных между собой по происхождению.

Subtr. Eranthiinae Ziman, subtr. nov.

Planta perennis, bulbis globosis. Caules vegetatives abbreviati monophyllis,. caules generatives elongati, folia et flores solitarii.

Триба Delphineae. В роде Aconitum основные морфологические признаки побегов и корневых систем константны, в то время как большинство признаков цветков, плодов и листьев вариабельны и в ряде случаев связаны взаимопереходами. Поэтому мы признаем систему этого рода, предложенную Р.Рапойчем (Rapaics, 1907), подроды которой (Aconitum, Paraconitum (Stapf) Rapcs., Gymnaconitum (Stapf) Rapcs.) различны по жизненным формам.

Виды подрода Paraconitum относятся к одной жизненной форме, а его секции имеют разные признаки цветка (форма шлема верхнего чашелистика и шпорца нектарника, количество плодолистиков). В подроде Aconitum уровню секций соответствуют биоморфологические группы цепочкоклубневых, двухклубневых и клубнепучковых безрозеточных симподиальных придаточнокорневых травянистых поликарпиков, а имеющиеся в пределах группы двухклубневых видов секции Anthora, Sinaconitum, Austrokoreensia не являются естественными группами.

В роде Delphinium различия между многолетними и однолетними видами затрагивают, кроме жизненных форм,
 строение цветка, морфологические особенности пыльцевых

зерен, кариотипы, анатомические типы черешков листьев, что свидетельствует о древности обособления этих групп и подтверждает целесообразность отнесения их (Wang, 1952) к подродам Delphinium и Delphinastrum. Различия между двумя биоморфогруппами травянистых поликарпиков, описанных нами в подроде Delphinastrum, соответствуют уровню секций, а секции, выделенные по особенностям околоцветника, представляют собой искусственные группы. Отличия Consolida по признакам цветка (уникальный в семействе сростнолепестный венчик, одночленный гинецей) соответствуют уровню рода, несмотря на общность жизненной формы видов подрода Delphinium и рода Consolida, и близость их по кариологическим и анатомическим особенностям.

Триба Anemoneae. Род Anemone характеризуется наибольшим в семействе разнообразием жизненных форм, основные признаки которых диагностичны для секций или рядов, в то время как строение цветка для всех видов однотипно, а отдельные признаки (форма, размеры, окраска, опушение элементов) вариабельны. Выделенные нами биоморфогруппы Anemone в большинстве случаев соответсвуют секциям или рядам, иногда не совпадают, к одной группе относятся виды нескольких рядов или секций или, наоборот, виды в пределах одной секции относятся к нескольким жизненным формам. При установлении ранга внутриродовых групп Anemone следует учитывать характер жизненных форм, поэтому мы не согласны с трактовкой системы рода Anemone М.Тамурой (Tamura, 1968a), основанной на различиях в форме плодов. Предлагаем вернуть монотипные секции Anemoclema, Begoniifolia в состав исходной секции Pulsatilloides в ранге рядов, как и было в системе Э.Ульбриха (Ulbrich, 1906), а также вернуть секцию Keiskea в состав секции Anemone.

В связи с существенными отличиями жизненных форм предлагаем выделить в секции часть ряда Anemonospermos, ряды Richardsonia, Parviflora, Oriba, Flaccida, Rivularis, а также подсекции Himalajicae и Omalocarpus.

Мы не признаем родовой самостоятельности A.vitifolia (род Eriocapitella Nakai), A.narcissiflora (род Anemonastrum Holub), A.nemorosa (род Anemonoides Holub), так как многие морфологические признаки генеративных и вегетативных органов такие же, в том числе особенности побегообразования видов этих групп, как у видов других групп рода

Anemone. Таким образом, род Anemone должен состоять из 13 секций (Anemone, Anemonidium, Pulsatilloides, Omalocarpus, Rivularidium, Eriocephalus, Oriba, Rivularis sect. nov., Vitifolia sect. nov., Himalajicae sect. nov., Parviflora sect. nov., Richardsonia sect. nov., Flaccida sect. nov.).

Sect. Rivularis Ziman, sect. nov. Involucrum nullus. Caules rosulatae, rami floriferi apices, Folia ternati, Radix palaris.

Sect. Himalajicae Ziman, sect. nov. Caules rosulatae, rami floriferi axillares. Folia simplicis integerrimus. Flores solitarii. Rizoma verticalis, radix palaris.

Sect. Parviflora (Ulbr.) Ziman, sect. nov. Caules rosulatae, rami floriferi axillares. Folia pinnatisecta. Flores solitarii. Rhizomata oblonga.

Sect. Richardsonia (Ulbr.) Ziman, sect. nov. Caules arosulatae, rami floriferi apices. Folia palmatisecta. Flores solitarii. Rhizomata oblonga ramosa. Radix adventis.

Sect. Flaccida (Ulbr.) Ziman, sect. nov. Caules rosulatae, rami floriferi apices. Cotyledone solitarius. Folia palmatisecta. Rhizoma abbreviatum, radix adventis.

В роде Pulsatilla, все виды которого относятся к одной жизненной форме, различия групп видов по характеру околоцветника (двойной или простой) и прицветного покрывала соответствуют уровню секций Pulsatilla и Preonanthus (DeCandolle, 1824) в противовес более поздней системе рода (Aichelle, Schwegler, 1957) из пяти секций.

Мы также не признаем родовой самостоятельности Capethia, Miyakea, Anetilla, существенные морфологические признаки цветков и жизненной формы которых полностью соответствуют признакам у видов рода Pulsatilla.

Триба Clematideae. Род Clematopsis был выделен из состава Clematis из-за наличия у его видов черепитчатого почкосложения околоцветника, но впоследствии следы очередного расположения листочков околоцветника и его черепитчатое сложение обнаружены у ряда видов из различных секций.

А.Декандоль (DeCandolle, 1824) выделил род Naravelia из состава Clematis на основании таких отличительных признаков, как крупные стаминодии, удлиненные связники тычиночных пыльников и сложные листья из двух сегментов и срединного усика, но более поздние детальные исследования показали, что эти признаки присущи и другим видам и группам Clematis. Не являются диагностичными на родовом уровне также существенные признаки Atragene, и мы присоеди-

няемся к мнению авторов (Kuntze, 1895; Prantl, 1887; Chater et al., 1964), рассматривающих его как секцию Clematis.

Род Archiclematis характеризуется очередным расположением листьев на генеративных растениях (Tamura, 1968, 1970), но находки видов Clematis с очередным расположением листьев у всходов ювенильных, а также взрослых растений снизили диагностическую ценность очередного листорасположения. Предлагаем включить вышеназванные группы видов в состав рода Clematis на уровне секций, одновременно возвратив видам Clematopsis приоритетное название Pseudanemone (Prantl, 1887). Считаем целесообразным выделить C.ranunculoides в монотипную секцию из секции Viorna подсекции Connatae Koehne в связи с уникальностью наличия у этого вида прикорневой розетки листьев в генеративном состоянии.

Таким образом, род Clematis должен состоять из 15 секций (Clematis, Viorna, Naraveliopsis, Viticella, Cheiropsis, Fruticella, Lasiantha, Patentes, Meclatis, Atragene, Paratragene, Naravelia sect. nov., Pseudanemone, Archiclematis, Ranunculoides sect. nov.).

Sect. Ranunculoides Ziman, sect. nov. Planta herbacea perennis. Caules recti rosulatae simplices. Folia opposita. Folia radicalia ternata, folia floralia trisecta deminuta. Racemi 2—3-flori. Perianthii simplici.

Триба Ranunculeae. Подтриба *Adonidinae*. Род Adonis L. включает две группы видов с различными жизненными формами (секция Consiligo состоит из многолетних травянистых растений, секция Adonis представлена однолетниками), отличающимися также существенными признаками морфологии кариотипов и плодов, но имеющими общий тип строения цветков, плодов, пыльцевых зерен и листьев. Это подтверждает правильность отнесения видов Adonis к одному роду (DeCandolle, 1824) в противовес мнению Э.Шпаха (Spach, 1839) о самостоятельности родов Adonis s.str., Adonanthe Spach и Chrysocyathus Falc. Ряды внутри секций Adonis должны соответствовать биоморфогруппам с общей жизненной формой. Секция Consiligo содержит ряды Vernales Bobr., Apenninae Bobr., Coerulea Poschkurl., Chrysocyatha ser. nov., Distorta ser. nov., секция Adonis — ряды Bienertii ser. nov., Persica ser. nov., Flammea ser. nov.

Подтриба Ranunculinae. Роды подтрибы: Ranunculus L., Hamadryas Comm. et Juss., Paroxygraphis Smith, Laccopetalum

Ulbr., Ceratocephalus. Moench. — различаются между собой существенными признаками цветка. Основные признаки побегов, листьев и плодов в роде Ranunculus константны и диагностичны для групп видов, а признаки цветка вариабельны, поэтому внутриродовые таксоны (подроды и секции) должны отличаться друг от друга жизненными формами и морфологическими особенностями плодов.

Этим требованиям не отвечает ни одна из современных систем рода. В будущем при разработке филогенетической системы Ranunculus следует учесть предложенные П.Дэвисом (Davis, 1960) для флоры Турции группы видов Ranunculus, отличающиеся морфологическими особенностями листьев, корневищ и корней, а также описанные нами в пределах всего рода биоморфологические группы.

Роды Batrachium S.F.Gray, Cyrthorhyncha Nutt., Oxygraphis Bunge по значимости отличий цветков и вегетативных органов соответствуют уровню подродов, роды Casalea St. Hill., Arcteranthis Greene, Aphanostemma St. Hill., Ficaria Huds., Halerpestes Greene — уровню секций. Таким образом, мы признаем систему рода Ranunculus из четырех подродов (Ranunculus, Batrachim (DC.) A.Gray, Oxygraphis (Bunge.) Benson, Cyrthorhyncha (Nutt.) A.Gray) и 14 секций (Ranunculus, Ranunculastrum DC., Thora DC., Hecatonia DC., Echinella DC., Ficaria (DC.) Boiss., Auricomus (Spach) Ovcz., Pachyloma (Spach) Jelen., Hypolepium Prantl, Coptidium (Prantl) Tutin, Halodes Prantl, Flammula (Spach) Webb., Casalea (Prantl) Bens., Micranthus (Ovcz.) Nyarady), большинство из которых соответствует рассмотренным нами биоморфогруппам. Считаем целесообразным выделить в секции многолетние виды с полурозеточными симподиальными побегами и короткими восходящими корневищами (R.caucasicus и др.), с полурозеточными моноподиальными побегами и ортотропными корневищами (R.gymnadenus и др.), а также R.carpaticus с безрозеточными симподиальными побегами и подземным прорастанием. Секция Ranunculastrum, характеризующаяся полурозеточными моноциклическими побегами, короткими ортотропными корневищами и столонами, а также диморфными корнями, должна включать виды секций Physophyllum и Ranuncella.

Подсемейство Thalictroideae

Триба Thalictreae. Существующая система рода Thalictrum нуждается в пересмотре, и при ее разработке следует учесть

признаки жизненных форм (типы побегов, листьев, корней).

Триба Isopyreae. Триба Isopyreae представлена двумя эколого-морфологическими группами родов — сциофиты Isopyrum, Enemion, Dichocarpum и гелиофиты — ореофиты Paraquilegia, Paropyrum, Alexeya, Leptopyrum, морфологические различия между которыми мы считаем соответствующими уровню подтриб Subtr. Paraquileginae Ziman, subtr. nov.

Ramuli rosulatae, caules floriferi apices vel axillares.

Подтриба Paraquileginae включает роды Paraquilegia, Alexeya, Paropyrum, Leptopyrum, виды которых произрастают преимущественно в верхних поясах гор. Мы признаем родовую самостоятельность Alexeya и Paropyrum в связи со значительными отличиями их жизненных форм от жизненной формы Paraquilegia, а также между собой.

Подсемейство Coptidoideae

Триба Coptideae. Виды родов Coptis и Xanthorhiza различаются многими признаками цветков, плодов и жизненных форм, но характеризуются общими анатомическими, палинологическими и биохимическими особенностями, а также относятся к одному кариотипу.

Триба Asteropyreae. Род Asteropyrum близок к роду Coptis по многим признакам цветков и плодов, морфологии хромосом, но основное число хромосом $x = 8$. Поддерживая мнение Ч.Чанга (Chang, 1982) о выделении этого рода в монотипную трибу, считаем более правильным отнести его к данному подсемейству.

Глава IV

Основные эволюционные тенденции и филогенетические связи в семействе

Морфологические признаки вегетативных и генеративных органов представителей семейства образуют эволюционные ряды:

длительность жизни — поликарпики → монокарпики

побеги надземные — травянистые → с одревеснением
прямостоячие → вьющиеся или лазящие
ползучие
ортотропные → плагиотропные
симподиальные → моноподиальные
полурозеточные → безрозеточные
полурозеточные → розеточные

главный побег — закрытый → открытый

соцветия — цимоидные → ботриоидные → одиночные цветки
фрондозные → фрондулозные → брактеозные

подземные ветви каудекса → короткие корневища
подземные ветви каудекса → длинные корневища
подземные ветви каудекса → клубни

листья — семядольные два → один
прорастание надземное → подземное
черешки свободные → сросшиеся
взрослые простые → сложные
тройчатые → пальчатые
тройчатые → перистые
тройчатые → цельные

кожистые — травянистые → пленчатые
зимнезеленые → летнезеленые
расположение очередное → супротивное
расположение очередное → мутовчатое
черешки радиальные → дорсивентральные

вегетация — длительная → короткая

корневые системы — стержневые → из придаточных корней

цветки — обоеполые → однополые
ациклические → гемициклические → циклические
околоцветник двойной → простой
актиноморфный → зигоморфный
почкосложение черепитчатое → створчатое
элементы чашечки неопадающие → опадающие
много → три — пять

	элементы венчика	трубчатые → плоские
		нектарники есть → нет
		бесшпорцевые → шпорцевые
		много → три — пять
		свободные → сросшиеся
	элементы андроцея	много → определенное количество
		свободные → сросшиеся
	элементы гинецея	много → определенное количество
		свободные → сросшиеся
плоды	многосеменные → односеменные	
	апокарпные → синкарпные	
	сухие → сочные	
пыльцевые зерна	трехбороздные → многобороздные → руговые / многопоровые / спирально-бороздные	
	трехбороздные → безбороздные	
кариотипы	основной → редуцированный	
	диплоиды → полиплоиды	

Анализ эволюционных тенденций признаков и эколого-географических особенностей видов в подсемействах и входящих в их состав родов семейства позволил сделать следующие выводы по морфологической эволюции семейства и его филогении.

Подсемейство Helleboroideae

Триба Trollieae. В роде Trollius большое сходство морфологических признаков проростков и ювенильных растений, относящихся во взрослом состоянии к различным биоморфотипам, дает основание считать, что древние представители этого рода принадлежали к одной жизненной форме, а различия в побегообразовании возникли в связи с расселением видов в различных экологических условиях и дифференциацией рода на две биоморфогруппы.

Виды первой группы спустились с гор на равнины и широко распространились на территории Евразии, образовав многовидовой подрод Trollius, из секций которого Yunnannotrollius ближе всего к предковой группе рода и рассматривается нами как реликтовая. Вторая биоморфогруппа, состоящая из подрода Acaulitrollius, сформировалась при распространении видов в альпийский пояс гор Евразии и включает сравнительно немного видов.

Горные леса теплоумеренного климата, в которых произрастают виды Yunnannotrollius, можно считать близкими к исходным для данного рода, а район их произрастания, запад Восточноазиатской области, — территорией, сыгравшей в дифференциации рода значительную роль. Первичное развитие Trollius было возможно, судя по данным эколого-географического анализа, в неогене.

Род Caltha состоит из двух групп видов, огромная дизъюнкция ареалов которых свидетельствует об очень древнем расселении его предка по земному шару, в середине или второй половине мелового периода, а приуроченность видов Caltha к умеренному и холодному климату и полное отсутствие в тропической и субтропической зонах — о его первичном развитии в составе древней умеренной флоры.

Наличие у видов Caltha ряда продвинутых признаков — простой околоцветник из листочков без нектароносной ткани, листья с цельной пластинкой и черешками дорсивентрального типа, придаточнокорневая система — дает основание считать этот род эволюционно продвинутым.

Calathodes — род, занимающий в трибе Trollieae наиболее низкое эволюционное положение. В связи с наличием продвинутых признаков (отсутствие венчика, придаточнокорневая система) этот род также не может быть отнесен, как считает Ч.Чанг (Chang, 1982), к числу самых примитивных родов семейства Ranunculaceae.

Триба Cimicifugeae. Роды трибы Cimicifugeae, Actaea, Cimicifuga, Anemonopsis, Souliea обособлены по признакам генеративных органов, но обладают общей жизненной формой — представляют собой полурозеточные симподиальные короткокорневищные травянистые поликарпики с придаточной корневой системой.

Все виды родов трибы произрастают в близких условиях (тенистые лесные местообитания умеренного климата в горах и на равнине). По-видимому, биоморфоструктура анцестора трибы настолько соответствовала в прошлом условиям исходной среды развития, что, сохранившись после дифференциации родов без изменения или почти без изменения, способствовала в свою очередь стенотопности всех родов и видов Cimicifugeae. Поэтому эволюционные изменения в трибе затрагивали преимущественно элементы цветка: происходили стабилизация количества чашелистиков (некоторые виды Actaea, Cimicifuga), редукция на лепестках нектар-

ных железок (Actaea), уменьшение числа лепестков (до одного — у Cimicifuga секция Pityrosperma) и плодолистиков (Actaea, Beesia), образование сочных ягодообразных плодов (род Actaea).

Наличие в трибе трех эндемичных для Восточноазиатской области родов (Anemonopsis, Souliea, Beesia) дает основание рассматривать территорию этой области как наиболее вероятное место возникновения предка Cimicifugeae, а наибольшее морфологическое разнообразие родов Actaea и Cimicifuga в Северной Америке — считать, что именно североамериканский континент был местом развития обоих родов.

Триба Helleboreae. Происхождение родов трибы от одного анцестора подтверждается наличием общих черт в строении их цветков и плодов. Существенные межродовые отличия, относящиеся к морфологии пыльцевых зерен, проводящих пучков и кариотипам, а также к жизненным формам, свидетельствуют о древнем разобщении родов Helleboreae и их длительном независимом развитии.

Анцестор трибы представлял собой травянистые поликарпики с прямостоячими полурозеточными побегами, тройчато рассеченными зимнезелеными листьями, стержневой корневой системой, цветками с ациклическим расположением элементов и свободными плодолистиками. Исходной средой развития анцестора Helleboreae были, судя по современным эколого-географическим особенностям видов, тенистые влажные местообитания теплоумеренного климата, а последующая морфологическая эволюция родов происходила в составе различных флор и под влиянием различных условий.

Наиболее древним родом трибы мы считаем Helleborus, часть видов которого сохранила такие примитивные черты, как зимнезеленые листья, травянистая структура надземных побегов и свободные элементы гинецея. Род Helleborus должен был отделиться от предковой группы в палеогене, а его развитие — быть связанным с генезисом раннетретичной древнесредиземноморской субтропической флоры, состоявшей из смеси вечнозеленых и листопадных элементов. Теплым и сравнительно ксерофитным условиям древнего Средиземья соответствовали как основные черты морфоструктуры цветка примитивных видов Helleborus (кожистая консистенция и длительное неопадение чашелистиков, синкарпный гинецей), так и жизненная форма (травянистые поликарпики с зимнезелеными листьями) анцестральной группы.

Дифференциация рода Helleborus на 3 биоморфогруппы произошла, по-видимому, в конце палеогена на северной окраине Средиземья (территория современной Центральноевропейской провинции, на которой в настоящее время произрастают виды всех 3 групп). Часть видов рода вошла в состав палеарктической теплоумеренной лесной флоры, распространилась на север и северо-восток (значительная часть территории Евразии) и под влиянием криофитизации перешла к сезонной листопадности. У видов Helleborus, расселившихся в южной части Средиземья, под влиянием ксерофитных условий выработалась ложнодревесная структура побегов и произошла трансформация травянистых растений в кустарнички. Род Eranthis исходно входил в состав более поздней (начало неогена) теплоумеренной лесной листопадной флоры Евразии. Его первичное развитие происходило на востоке Восточноазиатской флористической области. В лесных местообитаниях Восточноазиатской области и в настоящее время встречаются его реликтовые виды; ксерофитные условия Ирано-Туранской и Средиземноморской областей, где также распространены виды Eranthis, мы рассматриваем как вторичные. Эфемероидный цикл развития видов Eranthis, а также наличие клубневых запасающих органов выработались, по-видимому, во время длительного произрастания предковой группы под пологом леса, впоследствии эти черты способствовали распространению части видов в более ксерофитных условиях.

Род Nigella развивался в гелиоксерофитном направлении на территории древнего Средиземья, а морфологическая эволюция его видов происходила в основном по линии трансформации цветка (опадение чашечки, усложнение формы нектарников, срастание плодолистиков). Среди родов трибы Helleboreae наиболее низкое эволюционное положение занимает Helleborus, наиболее высокое — Nigella.

Триба Delphineae. В роде Aconitum виды подрода Paraconitum принадлежат к жизненной форме полурозеточных симподиальных каудексовых придаточно-стержнекорневых травянистых поликарпиков, которая является для данного рода примитивной и консервативной. Морфологическая эволюция видов данной группы осуществлялась трансформацией цветков, плодов, листьев. В подроде Aconitum биоморфологические группы образуют эволюционный ряд от цепочкоклубневых к двуклубневым видам. Подрод Gymnaconitum состо-

ит из реликтового A.gymnaconitum — однолетника с примитивными цветками, полурозеточными побегами и стержневой корневой системой. Этот подрод представляет собой, по-видимому, древнюю боковую ветвь рода.

Эволюция вегетативных органов в роде Aconitum шла, по нашему мнению, от многолетников к однолетникам, от многочисленных полурозеточных закрытых многолетних к одиночным безрозеточным открытым однолетним побегам, от стержневой корневой системы к придаточным корням. Анцестор данного рода представлял собой лиановидный травянистый поликарпик с полурозеточными многолетними побегами и стержневой корневой системой. В пользу нашего мнения о первичности в данном роде лиановидных побегов — отсутствие у современных видов — лиан экологической приуроченности, в том числе произрастание части видов в экстремальных условиях альпийского пояса. Сравнительная примитивность цепочкоклубневых видов подтверждается наличием у части двухклубневых видов растений с тремя клубнями — атавизм и дизъюнктивным ареалом всей группы видов.

Эволюционные изменения цветков заключались в усложнении формы шлема верхнего чашелистика, шпорца нектарника, стабилизации числа плодолистиков и были приспособительными к определенным опылителям, в то время как жизненные формы эволюционировали под влиянием расселения групп рода в различных условиях.

В первичном развитии этого рода наибольшую роль, по данным эколого-географического анализа, сыграла ранненеогеновая теплоумеренная лесная флора Маньчжурской и Японо-Корейской провинций. Большое значение для эколого-морфологической дифференциации этого рода имел более поздний (конец неогена) — китайско-гималайский — центр, в котором образовались некоторые морфотипы (однолетний A.gymnandrum, цепочкоклубневые виды) и несколько эндемичных секций.

Для рода Delphinium отмечены эволюционные тенденции жизненных форм и цветка, близкие к вышерассмотренным у Aconitum (переход от полурозеточных закрытых многолетних побегов к безрозеточным открытым однолетним, от стержневой корневой системы к придаточно-корневой, удлинение и усложнение формы шпорца, стабилизация количества плодолистиков). В этом роде признаки побегов и корне-

вых систем так же, как и в роде Aconitum, характеризуются константностью, признаки цветка и плодов — вариабельностью. Род Delphinium эволюционно продвинут по сравнению с родом Aconitum, так как все его виды обладают прямостоячими побегами, а шпорцевым является не только венчик, но и чашечка, кроме того, встречаются виды с одревеснением оснований надземных побегов и частичным срастанием плодолистиков. Предок рода Delphinium был близок по признакам жизненной формы к предку Aconitum и, по-видимому, как и последний, входил в начале неогена в состав теплоумеренной лесной флоры Евразии и Северной Америки. Мы предполагаем, что анцестор Delphinium первоначально произрастал на обширной территории, а в последующей дифференциации рода наибольшую роль сыграл ореоморфогенез на западе Восточноазиатской области, на Кавказе, в горах Калифорнии, а также ксероморфогенез в горах Передней и Средней Азии.

Роды Consolida и Aconitella связаны в своем происхождении и генезисе с группой однолетних видов Delphinium и развивались в составе древнесредиземноморской флоры.

Триба Anemoneae. Морфологическая эволюция рода Anemone под влиянием различных экологических условий шла преимущественно по пути генезиса вегетативных органов — от полурозеточных многолетних побегов к безрозеточным однолетним, от их симподиального возобновления к моноподиальному, от каудекса к коротким корневищам, клубням и столонам, от очередного к супротивному листорасположению, от тройчатолопастных к пальчато или перисто рассеченным и раздельным, от простых к сложным листьям, от стержневой к придаточно-корневой системе.

По соотношению примитивных и продвинутых признаков вегетативных органов биоморфогруппы в роде Anemone образуют несколько эволюционных уровней. В биоморфогруппах Rivularis, Vitifolia, Anemoclema, Begoniifolia, Oriba преобладают примитивные признаки. Из них ближе всего к анцестору рода Anemone монотипная биоморфогруппа Rivularis, состоящая из полурозеточного симподиального каудексового стержнекорневого травянистого поликарпика с тройчатолопастными листьями, спирально расположенными по стеблю, и цимоидным верхушечным соцветием, не отграниченным от вегетативной части побега (A.rivularis).

Сравнительно продвинутые жизненные формы у трех групп стержнекорневых видов — безрозеточный полукустарничек A.capensis из монотипного ряда Pinnatifoliae секции Pulsatilloides, виды секции Himalajicae — полурозеточные моноподиальные травянистые растения с одиночными цветоносами и цельными листьями, а также виды секции Vitifolia — полурозеточные симподиальные травянистые растения с супротивным расположением листьев.

Морфогенез придаточнокорневых видов рода происходил в криоксерофитном (полурозеточные моноподиальные короткокорневищные виды секции Omalocarpus), сциофитном (безрозеточные симподиальные длиннокорневищные виды Richardsonia, Anemone, безрозеточные моноподиальные длиннокорневищные виды Parviflora) и других направлениях.

Произрастание реликтовой A.rivularis и других стержнекорневых видов Anemone в верхних поясах гор в тропиках Юго-Восточной Азии дает основание связывать происхождение этого рода с горно-тропическими флорами. Значительную роль в дифференциации Anemone на биоморфогруппы сыграла флора Восточноазиатской области, а среди ее провинциальных флор наибольшим разнообразием биоморфотипов и наиболее высоким уровнем видового эндемизма отличаются сикано-юньнаньская и восточногималайская флоры. По данным географического анализа, анцестор этого рода появился уже в конце мелового периода, дифференциация и расселение основных групп по земному шару происходили в связи с процессами орогенеза и похолодания климата на границе палеогена и неогена.

Род Hepatica характеризуется дизъюнктивным палеарктическим ареалом, а его виды, представляющие собой полурозеточные моноподиальные короткокорневищные придаточнокорневые травянистые поликарпики, произрастают преимущественно в хвойно-широколиственных лесах умеренной зоны Евразии и Северной Америки. Виды Hepatica отличаются по своей жизненной форме от видов-сциофитов рода Anemone из секции Anemone, но близки по особенностям побегообразования к ультраореофитам из секции Omalocarpus. Мы считаем, что альпийский пояс гор Евразии был исходной средой развития рода Hepatica, впоследствии приуроченность к гелиофитно-петрофитным высокогорным местообитаниям сохранилась только у H.falconeri, в то время как остальные виды распространились в тенистых лесных

местообитаниях нижних горных поясов и на равнине и рассматриваются (Клеопов, 1941) как третичные лесные реликты.

Для рода Pulsatilla Mill. характерны дизъюнктивный палеарктический ареал и широкая экологическая амплитуда, а его виды относятся к одной жизненной форме полурозеточных моноподиальных каудексовых стержнекорневых травянистых поликарпиков. Произрастание видов секции Preonanthus в альпийском и субальпийском поясах гор и близость жизненной формы видов Pulsatilla к жизненной форме видов секции Himalajicae рода Anemone, являющихся строгими ультраореофитами, позволяет связывать первичное развитие рода Pulsatilla с высокогорными флористическими комплексами и датировать его поздним неогеном. На основании эколого-географического анализа видов Pulsatilla мы предполагаем, что центрами видовой дифференциации этого рода были горы Центральной Европы и Сибири, а восточноазиатская флора играла в его генезисе незначительную роль.

Анцестор рода Pulsatilla обладал, как виды секции Pulsatilla, цветком с двойным околоцветником, как виды секции Preonanthus, — прицветным покрывалом со свободными нередуцированными листьями. Первичное развитие рода Knowltonia, близкого по признакам жизненной формы к Anemone alchemillaefolia из секции Pulsatilloides, происходило, по нашему мнению, в высокогорье Восточной Африки с последующей преадаптацией части видов к тропическому климату среднего и нижнего горных поясов.

Barneoudia — южноамериканский род, близкий по жизненной форме к видам секции Eriocephalus рода Anemone и, возможно, от нее производный.

Все роды трибы Anemoneae близкородственные, а их предок был полурозеточным стержнекорневым каудексовым травянистым поликарпиком с прямостоячими побегами, верхушечными цимоидными соцветиями, прицветным покрывалом, тройчато рассеченными листьями и цветками с двойным околоцветником.

Триба Clematideae. Анцестор рода Clematis представлял собой, по данным нашего сравнительно-морфологического анализа, полурозеточный симподиальный короткокорневищный придаточнокорневой травянистый поликарпик с прямостоячими побегами и очередным расположением листьев. К такому выводу нас привели наличие у части видов всхо-

дов и ювенильных растений с розеточными побегами, очередное расположение листьев на побегах ювенильных растений, отсутствие у них признаков лианоидности, вторичнодревесная структура побегов, а также наличие двух видов с реликтовой жизненной формой. У C.ranunculoides прямостоячие надземные побеги, травянистые и полурозеточной структуры, но супротивное расположение листьев, у A.alternata очередное расположение листьев, но надземные побеги лианоидные древесные и безрозеточной структуры.

Первичной средой развития рода Clematis были, по нашему мнению, полутенистые умеренно влажные местообитания горных лесов с климатом, близким к умеренному.

Редукция розеточной структуры побегов и переход к побегам с удлиненными междоузлиями и супротивным листорасположением произошли, по-видимому, в результате длительного произрастания анцестора Clematis в теневых условиях. Впоследствии производные предковые группы развивались в различных условиях. Одна группа видов, распространившись в открытых и полутенистых местообитаниях умеренного климата, сохранила исходно прямостоячую форму роста побегов и ежегодное отмирание их надземной части; побеги видов второй группы, произраставших в лесных местообитаниях, приобрели различные черты лианоидности (листолазание, стеблелазание, вьющиеся побеги). Одревеснение надземной части побегов в этой группе мы связываем со вторичным распространением ее видов в условиях тропического и субтропического климата. Для видов первой группы характерны надземное прорастание и первично-розеточная структура побегов, для второй — подземное прорастание и главный побег с развитым эпикотилем.

Цветки анцестора рода Clematis были, по нашему мнению, ациклическими, с двойным околоцветником, черепитчатым почкосложением его элементов, многочленными андроцеем и гинецеем из односеменных плодолистиков, а основные эволюционные тенденции цветка заключались в переходе к створчатому почкосложению, редукции венчика, срастанию оснований чашелистиков, утрате элементами цветка опушения, удлинении связников между пыльниками тычинок и переходе от обоеполых цветков к однополым.

Наиболее вероятным местом возникновения рода Clematis можно считать запад Восточноазиатской области, полутенистые умеренно влажные местообитания горных лесов с

климатом, близким к умеренному, где в настоящее время произрастает около 100 видов, в том числе оба вида с реликтовой жизненной формой.

Триба Ranunculeae. *Подтриба Adonidinae.* Морфологическая эволюция рода Adonis затрагивала в основном вегетативные органы и заключалась в изменении длительности большого жизненного цикла, характера побегов, листьев и корневых систем, в том числе состояла в переходе от многолетников к однолетникам, от полурозеточных многолетних закрытых побегов к безрозеточным однолетним открытым побегам, от тройчатолопастных к пальчато- и перистораздельным листьям, от черешковых листьев к сидячим, редукции прикорневых листьев, утрате системы главного корня, соответственно анцестор этого рода был полурозеточным симподиальным каудексовым стержнекорневым травянистым поликарпиком. Цветки Adonis изменялись преимущественно в направлении стабилизации числа лепестков. По признакам побегов и листьев к анцестору рода ближе всего ряд Chrysocyatha, по характеру корневой системы — ряд Coerulea, а их виды дизъюнктивно произрастают в альпийском поясе на западе Восточноазиатской и востоке Ирано-Туранской областей, где и мог развиваться анцестор этого рода. Внутриродовая дифференциация Adonis была, по-видимому, связана с ксерофитизацией и расселением его видов в низкогорье и на равнины.

Род Callianthemum, состоящий из ореофитов-криофитов с дизъюнктивным евразиатским ареалом, сформировался, как и род Adonis, в высокогорье. Его виды расселились на территории Евразии по горным хребтам без изменения исходной жизненной формы.

Подтриба Trautvetterinae представлена родом Trautvetteria, близким по признакам кариотипа и плодов к видам трибы Ranunculeae. По ряду признаков цветка (простой околоцветник из неопределенного числа быстроопадающих чашелистиков) и жизненной формы (полурозеточные симподиальные побеги с крупными листьями) этот род ближе к трибе Cimicifugeae подсемейства Helleboroideae и, по-видимому, должен занимать в филогенетической схеме семейства Ranunculaceae место, промежуточное между трибами Cimicifugeae и Ranunculeae.

Подтриба Ranunculinae. Наиболее близкой к анцестору рода Ranunculus мы считаем группу полурозеточных симпо-

диальных коротковосходящекорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков с пальчато рассеченными листьями, верхушечными цимоидными соцветиями и мономорфными корнями без утолщений, виды которой (R.caucasicus) дизъюнктивно произрастают преимущественно в горных опушечно-кустарниковых местообитаниях умеренного климата многих областей и провинций обоих полушарий.

Уточнить район возникновения или первичной дифференциации рода Ranunculus при помощи данных сравнительно-морфологического и эколого-географического анализов не удалось, и мы объясняем это, как М.Нумата и др. (Numata et al., 1974), распространением анцестральной группы этого рода во многих районах земного шара, где и сейчас произрастают виды, относящиеся к наиболее примитивной жизненной форме. Впоследствии формообразовательные процессы в роде Ranunculus (ореогигро-, ксероморфогенез) были связаны с распространением его видов в различных условиях. Особенно мощным был ореоморфогенез, давший большое число альпийских, кавказских, гималайских, памиро-алайских, андийских, новозеландских и других горных эндемичных групп рода Ranunculus и некоторых других родов подтрибы Ranunculinae.

Эволюционные изменения вегетативных органов в роде Ranunculus и всей подтрибе Ranunculinae шли от многолетников к однолетникам, от полурозеточных многолетних симподиально возобновляющихся побегов, заканчивающихся цимоидными соцветиями, к розеточным, а также безрозеточным побегам с одиночными цветками, их моноподиальному возобновлению, от коротких корневищ к длинным, а также надземным и подземным столонам, от тройчатолопастных или рассеченных листьев к пальчато- или перистораздельным и сложным листьям, а также листьям с цельной пластинкой, от надземного прорастания к подземному, от двусемядольности к односемядольности. Эволюционные изменения цветков заключались в стабилизации числа элементов околоцветника, усложнении строения нектарных железок на лепестках и увеличении их количества, развитии на листочках чашечки шпорцеобразных выростов, переходе от обоеполых цветков к однополым, плодов — в развитии у них различных выростов.

В пределах подсемейства Ranunculoideae есть все распространенные в семействе Ranunculaceae типы цветков и

жизненные формы. Несмотря на отсутствие морфологических признаков цветков, плодов, листьев, побегов, корневых систем, общих для всех подродов этого подсемейства, наличие около 20 примитивных признаков, характерных для отдельных родов всех триб, позволяет предполагать общее происхождение родов от одного предка.

Анцестор подсемейства должен был, объединяя разрозненные в настоящее время примитивные черты цветков и вегетативных органов, представлять собой травянистый поликарпик с прямостоячими симподиально возобновляющимися побегами из укороченных метамеров с многолетним циклом развития, тройчато рассеченными листьями, частично сосредоточенными в прикорневой розетке, частично спирально расположенными на стебле. Для него были характерны надземное прорастание, неразвитый эпикотиль, свободные черешки листьев семядольных листьев, стержневая корневая система. Цветки у анцестора были обоеполыми ациклическими актиноморфными и содержали неопределенно большое число свободных элементов, околоцветник был двойным, с черепитчатым почкосложением. Плодолистики содержали много семязачатков, плоды были многочленными апокарпиями (листовки).

В филогенетической схеме семейства Ranunculaceae подсемейство Ranunculoideae состоит из четырех обособленных ветвей, три из которых представлены исходно стержнекорневыми, одна — придаточнокорневыми растениями.

Наиболее древней ветвью развития подсемейства мы считаем ветвь, состоящую из триб Anemoneae и Clematideae. Для трибы Anemoneae, состоящей из многовидового гетероморфного рода Anemone и близких родов Pulsatilla, Hepatica, Barneoudia, Knowltonia, характерны сравнительно примитивные цветки и наибольшее в семействе разнообразие жизненных форм, т.е. морфологическая эволюция в ней шла преимущественно по пути генезиса вегетативных органов — от полурозеточных побегов к безрозеточным, от многолетнего их цикла развития к однолетнему, от симподиального возобновления к моноподиальному, от стержневой корневой системы к придаточнокорневой, от каудекса к корневищам, столонам и клубням, от очередного листорасположения к супротивному и мутовчатому, от простых листьев к сложным. Несмотря на то, что общий эволюционный уровень данной трибы — один из самых низких в семействе, отдель-

ные роды из-за гетеробатмии по соотношению примитивных и продвинутых признаков относятся к среднему уровню.

Предок трибы Clematideae обособился, по нашему мнению, от общего предка до стабилизации у видов Anemoneae мутовчатого и у видов Clematideae супротивного листорасположения, среди общих эволюционных тенденций у представителей обеих триб следует отметить переход от розеточной структуры побегов к безрозеточной, от надземного прорастания к подземному, от простых листьев к сложным.

Одну из древних ветвей стержнекорневых травянистых поликарпиков представляет триба Delphineae. Среди тенденций эволюции вегетативных органов есть много общего с эволюционными тенденциями в трибе Anemoneae (образование открытых однолетних безрозеточных побегов, переход к придаточной корневой системе, образование клубневых побегов, семядольная трубка), кроме того, наблюдается переход от многолетников к однолетникам, вторичнолианоидные побеги, но отсутствует моноподиальное возобновление.

Цветки представителей трибы специализированы к опылителям (зигоморфный шпорцевый околоцветник, усложнение формы шпорцев, срастание лепестков). Некоторые трансформации цветков (стабилизация числа листочков околоцветника и плодолистиков, срастание плодолистиков) происходили параллельно с эволюционными изменениями цветков в других трибах. По признакам цветка триба Delphineae занимает в подсемействе самый высокий эволюционный уровень, по признакам жизненных форм — один из высоких, но из-за гетеробатмии данная триба относится к среднему уровню.

Ветвь, анцестор которой был, по нашему мнению, полурозеточным симподиальным придаточнокорневым травянистым поликарпиком, состоит из четырех триб подсемейства, Trollieae, Cimicifugeae, Helleboreae, Ranunculeae. Узловое и самое низкое положение занимает триба Trollieae, в том числе род Trollius относится к самому низкому эволюционному уровню по соотношению примитивных и продвинутых признаков вегетативных и генеративных органов. Его ареал (области умеренного климата Евразии и Северной Америки) и экологические особенности (гигромезофит-сциогелиофит) являются отражением ареалов и условий произрастания предковой группы данной ветви.

Род Caltha, входящий в трибу Trollieae, продвинут по сравнению с родом Trollius по ряду признаков цветка и жизненной формы, но, судя по ареалам (наибольшая в семействе дизъюнкция), более древний. По данным А.В.Благовещенского (1966), этот род обособлен от других родов Ranunculaceae по качеству каталазы.

Триба Cimicifugeae производна от трибы Trollieae и продвинута по признакам цветка (олигомеризация числа элементов околоцветника и гинецея, редукция нектарников, раннее опадение или отсутствие венчика, уменьшение числа семязачатков в плодолистиках, образование сочных плодов). Представители трибы длительно произрастают в тенистых умеренно влажных местообитаниях умеренного климата, что отразилось на их жизненной форме (трансформация части прикорневых листьев в чешуи, увеличение стеблевых листьев, переход от эпигеогенного корневища к гипогеогенному и уменьшение с возрастом длины годичных побегов).

Триба Helleboreae давно отделилась от общей ветви, и входящие в ее состав древнесредиземноморские роды Helleborus и Nigella, а также евразиатский род Eranthis имеют, возможно, различные корни происхождения. Наиболее обособлен по признакам цветка (неопадающая чашечка, синкарпный гинецей) и пыльцевых зерен род Helleborus, но формирование жизненной формы в большом жизненном цикле имеет много общего с ее формированием у родов трибы Cimicifugeae.

Мы считаем трибу Ranunculeae производной от трибы Trollieae в связи с наличием общих признаков и общих их эволюционных тенденций, которые относятся к вегетативным и генеративным органам. Нами отмечены также общие эволюционные тенденции для жизненных форм в этой трибе и трибе Anemoneae: от полурозеточных многолетних побегов к розеточным или безрозеточным однолетним побегам, от симподиального возобновления к моноподиальному, от простых листьев к сложным, от надземного прорастания к подземному, от двусемядольности к односемядольности, что мы рассматриваем как эволюционный параллелизм. В отличие от триб Trollieae, Cimicifugeae, в этой трибе прослеживается также переход от многолетников к однолетникам. Общие с другими трибами подсемейства эволюционные тенденции цветка — стабилизация числа листочков около-

цветника, олигомеризация андроцея, переход от обоеполых цветков к однополым, усложнение формы нектарников, специфические — развитие на листочках околоцветника шпорцев, увеличение числа нектарников.

Подтриба Trautvetterinae, представленная олиготипным родом Trautvetteria, продолжает эволюционную тенденцию трибы Cimicifugeae увеличения размеров листьев, превращения их части в прикорневые чешуи, уменьшения числа семязачатков в плодолистиках до одного.

Подтриба Adonidinae гетероморфна и, по нашему мнению, гетерогенна. Один из ее родов, Callianthemum, связан в своем происхождении с родом Trollius — характеризуется присущей видам подрода Acaulitrollius жизненной формой полурозеточных моноподиальных короткокорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков и состоит, как и последний, из ультраореофитов-геофитов, а цветки более специализированные (пятичленная чашечка, плоские лепестки с мешковидными выростами у основания, плодолистики с одним или двумя фертильными и несколькими рудиментарными стерильными семязачатками).

Второй род подтрибы Adonis относится совсем к другой ветви стержнекорневых травянистых растений. По эволюционным тенденциям жизненных форм он ближе всего к трибе Delphineae, но тип цветка иной, кроме того, Adonis обособлен от других родов семейства по качеству каталазы (Благовещенский, 1966).

Анцестральная группа подсемейства Ranunculoideae возникла, по данным нашего анализа, в конце мелового периода в составе горно-тропической флоры Северного полушария. Наиболее значительную роль в дифференциации многих групп сыграла неогеновая теплоумеренная горно-лесная флора Восточноазиатской области, в том числе ее западный (роды Anemone, Clematis) и восточный (роды Aconitum, Eranthis) центры. Дифференциация некоторых родов (Pulsatilla, Callianthemum) связана с высокогорными флорами Евразии, центром первичного развития нескольких родов (Helleborus, Nigella, Consolida) была флора Древнего Средиземья, роды Actaea, Cimicifuga сформировались в составе теплоумеренной лесной флоры на территории Северной Америки, Knowltonia — в горах Восточной Африки, Barneoudia, Laccopetalum — в высокогорье Южной Америки.

Подсемейство Tralictroideae

Триба Aquilegeae. Виды рода Aquilegia относятся к жизненной форме полурозеточных симподиальных каудексовых стержнекорневых травянистых поликарпиков, которая вначале, по-видимому, соответствовала условиям первичного развития предковой группы рода, впоследствии стала консервативной и в процессе расселения и дифференциации видов тормозила трансформацию побегов и других вегетативных органов. Консервативным было и строение цветка (с двойным пентамерным околоцветником, шпорцевыми нектарниками, неопределенным числом тычинок и плодолистиков, а также сросшимся в кольцо кругом стаминодиев между андроцеем и гинецеем), эволюция которого шла только по пути удлинения и усложнения формы шпорцев. Поэтому по морфологическим признакам вегетативных и генеративных органов предковая группа Aquilegia была очень близкой к большинству современных видов рода, отличаясь слаборазвитыми шпорцами цветков.

Наиболее вероятным местом первичного развития этого рода мы считаем запад Восточной Азии, где дизъюнктивно распространен один из наиболее примитивных по строению цветка вид A.ecalcarata. Горы Центральной и Южной Европы, где в настоящее время произрастает наибольшее количество видов Aquilegia, являются, по нашему мнению, вторичными центрами ореоморфогенеза этого рода. Первичное развитие Aquilegia происходило, по-видимому, в открытых местообитаниях субальпийского или альпийского пояса гор.

Роды Semiaquilegia и Urophysa отделились от общего предка трибы на территории Восточноазиатской области и характеризуются более примитивными цветками и сравнительно продвинутыми жизненными формами.

Триба Isopyreae. Роды подтрибы Isopyrinae (Isopyrum, Enemion, Dichocarpum, Anemonella) произрастают в близких условиях (влажно-тенистые лесные местообитания), характеризуются общей жизненной формой безрозеточных симподиальных длиннокорневищных придаточнокорневых травянистых поликарпиков, которая была присуща, по нашему мнению, и их предковой группе. Наиболее низкое эволюционное положение по морфологическим особенностям цветка занимает род Isopyrum, и его цветки с нестабильным числом всех элементов, двойным околоцветником и свободными плодолистиками мы рассматриваем как наиболее примитивные. В дальнейшем цветки в пределах этой подтрибы эволю-

ционировали в направлении стабилизации числа листочков околоцветника, редукции венчика (Enemion), трансформации трубчатых нектарников в плоские или двугубые, олигомеризации гинецея и срастания оснований плодолистиков (Dichocarpum). Особого внимания заслуживает эволюционная тенденция к уменьшению числа семязачатков в плодолистиках (некоторые виды Enemion). Роды подтрибы, судя по их современным ареалам, должны быть связаны в своем развитии с палеарктической лесной неогеновой флорой, причем предок Isopyrum обособился от общего предка в западном центре Восточной Азии, предки Enemion, Anemonella — в Северной Америке.

Для родов подтрибы Paraquileginae (Paraquilegia, Paropyrum, Alexeya, Leptopyrum) характерна мозаичная эволюция вегетативных и генеративных органов. По результатам эколого-географического анализа наиболее вероятным местом первичного развития этой подтрибы являются запад Восточноазиатской области, флористические комплексы высокогорья.

Триба Thalictreae. Анцестор рода Thalictrum представлял собой полурозеточный симподиальный короткокорневищный придаточнокорневой травянистый поликарпик с тройчатосложными листьями, обоеполыми цветками, простым околоцветником, односеменными плодами, эволюционные тенденции заключались в переходе к безрозеточным побегам, длинным корневищам, сложным листьям, диморфным корням, однополым цветкам.

Первичное развитие этого рода происходило, по нашему мнению, в составе палеарктической теплоумеренной лесной флоры, его внутриродовая дифференциация была наиболее интенсивной в горно-лесном поясе на западе Восточной Азии и в Центральной Америке (Мексика).

Подсемейство Thalictroideae характеризуется меньшим, чем подсемейство Ranunculoideae, разнообразием типов цветков и жизненных форм, включает сравнительно небольшое количество триб и родов, тем не менее оно также гетероморфно. Облик гипотетического предка этого подсемейства, полученный нами в результате соединения примитивных признаков цветков, плодов и вегетативных органов, принадлежащих различным родам, очень близок к облику анцестора подсемейства Ranunculoideae, так же, как и тенденции его морфологической эволюции, включая редкие продвину-

тые признаки (синкарпный гинецей и подземное прорастание). Эти явления следует рассматривать как эволюционные параллелизмы, подтверждающие общее происхождение обоих подсемейств.

Среди триб Thalictroideae самый низкий уровень занимает триба Thalictreae, самый высокий — триба Aquilegeae. Триба Aquilegeae близка по соотношению примитивных и продвинутых признаков всех органов к наиболее примитивной трибе Ranunculoideae — Trollieae, но представляет собой очень далекую от последней примитивную по жизненной форме (полурозеточные симподиальные каудексовые стержнекорневые травянистые поликарпики) ветвь со специализированными цветками (циклические, со шпорцевым околоцветником, между андроцеем и гинецеем есть кольцо из стаминодиев). По данным эколого-географического анализа эта триба должна была обособиться от анцестора семейства в составе высокогорной восточноазиатской флоры.

Триба Isopyreae имеет общее с трибой Aquilegeae происхождение, отличается менее специализированными цветками и продвинутыми жизненными формами большинства родов. Из родов этой трибы ближе всего к роду Aquilegia эндемичный западногималайский род Alexeya, у видов Paraquilegia и Paropyrum в результате длительного произрастания в альпийском поясе стабилизировались моноподиальное возобновление главного побега и ежегодное развитие пазушных генеративных побегов.

Подсемейство Kingdonioideae, близкое по морфологическим особенностям хромосом к подсемейству Thalictroideae, отличается от него основным числом хромосом ($x = 9$) и особенно признаками цветков, побегов и листьев. Оно представляет собой давно отделившуюся от общего предка ветвь, а образующий его восточноазиатский эндемичный род Kingdonia является, по-видимому, третичным реликтом.

Подсемейство Coptidoideae

Триба Coptideae. Результаты пересмотра морфологических особенностей видов родов Coptis и Xanthorhiza позволяют предполагать их общее происхождение и согласиться с их объединением в одной трибе и одном подсемействе.

Предковая группа трибы Coptideae отделилась от общей предковой группы семейства Ranunculaceae, судя по данным

эколого-географического анализа обоих вышеупомянутых родов, в конце палеогена или начале неогена и длительное время развивалась в составе палеарктической теплоумеренной лесной флоры. Дифференциация родов Coptis и Xanthorhiza произошла, по нашему мнению, на территории Северной Америки, где происходила внутриродовая дифференциация Coptis. В пределах рода Coptis просматриваются эволюционные ряды признаков цветков (переход от трубчатых к плоским лепесткам, от обоеполых цветков к однополым) и вегетативных органов (трансформация стержневой корневой системы в придаточную, переход от симподиального к моноподиальному возобновлению побегов, редукция соцветий и стеблевых листьев), но большинству его видов присуща мозаичная эволюция, видов с примитивным цветком и примитивной жизненной формой нет.

Род Asteropyrum занимает в семействе Ranunculaceae обособленное положение, так как обладает плодами-листовками и основным числом хромосом x = 8, как виды Helleboroideae, но хромосомы мелкие R-типа, как у видов Isopyroideae. Мы поддерживаем мнение Ч.Чанга (Chang, 1982) о целесообразности выделения этого рода в монотипную трибу Asteropyreae, но считаем более правильным не включать ее в состав подсемейства Thalictroideae, от которого он отличается типами плодов и хромосом.

Подсемейство Coptidoideae, так же как и подсемейства Ranunculoideae и Thalictroideae, гетероморфно, несмотря на свой небольшой объем. Оно характеризуется эволюционными тенденциями цветков и вегетативных органов, очень близкими к рассматривавшимся у других подсемейств. Роды трибы Coptideae должны были сформироваться в конце неогена на территории Северной Америки, род Asteropyrum трибы Asteropyreae — в Восточной Азии.

Подсемейство Hydrastidoideae и образующая его монотипная триба Hydrastideae — еще одна ветвь придаточнокорневых травянистых поликарпиков, связанная, по нашему мнению, в своем происхождении с трибой Cimicifugeae и сформировавшаяся, как и часть родов последней, в составе теплоумеренной лесной флоры на территории Северной Америки.

Филема семейства Ranunculaceae представляет собой радиирующую графическую конструкцию, отражающую дивергентный характер развития отдельных ветвей.

В отделении анцестора семейства от предковой группы порядка Ranales важную роль сыграли не только эволюцион-

ные превращения цветка, но и существенные изменения жизненной формы. Анцестор семейства обладал обоеполыми ациклическими актиноморфными цветками, содержащими неопределенно большое число свободных листочков двойного околоцветника, элементов андроцея и плодолистиков со многими семязачатками. Анцестор представлял собой полурозеточный симподиальный каудексовый стержнекорневой травянистый поликарпик с прямостоячими побегами из укороченных годичных побегов вегетативных розеточной структуры и удлиненных генеративных побегов с очередным расположением тройчатых простых листьев и верхушечными цимоидными фрондозными соцветиями.

Наиболее характерной чертой морфологической эволюции семейства является параллелизм развития, обусловленный общим происхождением и влиянием сходных комплексов экологических факторов. Морфологической эволюции семейства свойственны также мозаичность и гетеробатмия, в результате чего многие роды близки по соотношению примитивных и продвинутых признаков.

Впоследствии в дифференциации основных ветвей семейства ведущая роль принадлежала трансформации кариотипов, их радиальная дивергенция на трибы и роды происходила путем эволюционных превращений генеративных и вегетативных органов, с преобладающей ролью тех или других в зависимости от влияния всего внешнего комплекса факторов. Роль эволюции жизненных форм, особенно типов побегообразования, почти всегда была ведущей во внутриродовой дифференциации.

Заключение

Центр дифференциации семейства Ranunculaceae находился, по данным эколого-географического анализа, в Северном полушарии, а предок семейства сформировался в недрах горно-тропической флоры Евразии с преобладанием умеренных элементов в меловом периоде.

Дифференциация семейства Ranunculaceae на основные биоморфогруппы была связана с общим похолоданием и усилением орогенических процессов в начале неогена, его производные группы длительное время развивались в составе палеарктической лесной теплоумеренной флоры.

Вторичными центрами дифференциации семейства Ranunculaceae являются на уровне родов — западнокитайский, древнесредиземноморский, аппалачский, южноамериканский, на внутриродовом уровне — горы Средней Европы, Сибири, Средней Азии, Кавказ, Скалистые горы, а также горы Восточной Африки, Индо-Малезии, Новой Зеландии.

Расселение представителей семейства Ranunculaceae по земному шару осуществлялось преимущественно путем транстропической миграции по горным хребтам, с преадаптацией части видов к условиям тропиков.

Эволюция жизненных форм в семействе Ranunculaceae, согласно принятой нами гипотезе, шла от многолетников к однолетникам, от полурозеточных многолетних побегов к безрозеточным однолетним побегам, от симподиального их возобновления к моноподиальному, от ветвей каудекса к длинным корневищам и клубням, от стержневой корневой системы к придаточным корням, от простых тройчато рассеченных листьев к перистосложным, а также листьям с цельной пластинкой, от очередного листорасположения к супротивному и мутовчатому. Для анцестора семейства были характерны прямостоячие травянистые побеги, верхушечные цимоидные фрондозные соцветия и надземное прорастание.

В результате анализа эволюционных тенденций морфологических признаков вегетативных и генеративных органов разработаны схемы филогенетических связей внутри гетероморфных родов, между родами и трибами. Предложена новая филема семейства, представляющая собой куст из не-

скольких ветвей и отражающая дивергентный характер эволюции давно обособившихся внутрисемейственных групп.

Наиболее характерными чертами морфологической эволюции семейства Ranunculaceae являются мозаичность и параллелизм развития отдельных ветвей, выражающиеся в общности эволюционных тенденций и близости нескольких отдаленных родов по соотношению примитивных и продвинутых признаков. Наличие значительного гиатуса между современными группами родов и высокий уровень гетеробатмии свидетельствуют о древности семейства.

Сопоставление таксономической и эволюционной значимости морфологических признаков вегетативных и генеративных органов показало наличие нескольких типов внутрисемейственной дифференциации у представителей семейства Ranunculaceae.

В дифференциации родов ведущая роль принадлежит трансформации цветков, но роль эволюции жизненных форм также значительна. Внутриродовая дифференциация происходила тремя основными путями — с преобладанием генезиса жизненных форм (роды Trollius, Aconitum, Anemone), эволюционных превращений цветка (роды Cimicifuga, Nigella) или осуществлялась комплексно, за счет частичных изменений цветков, плодов и побегов (роды Helleborus, Clematis, Ranunculus).

Список литературы

Абдухамидов Н.А., Сомов Н.И., Кабулов А.Д. Роль и развитие горицвета туркестанского в Западном Гиссаре. – Узб. биол. журн., 1976, № 2, с.34–41.

Агапова Н.Д. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиковов Европейской части СССР. – Ботан. журн., 1981, 66, № 4, с.483–492.

Адольф Н.А. Многолетние виды рода Adonis Dill. (подрод Consiligo DC.) в СССР. – Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1930, 23, № 1, с.291–368.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование Hepatica nobilis Garsault. Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1974а, 79, № 2, с.94–108.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование Pulsatilla violacea Rupr. и P.aurea (N.Busch) Juz. в онтогенезе. - Вестн. Моск. ун-та. Биология, почвоведение, 1974б, № 6, с.31–45.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование Actaea spicata L. и A.erythrocarpa Fisch. в процессе их индивидуального развития. Там же, 1975, № 1, с.59–69.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода Aconitum L. секции Aconitum L. в онтогенезе. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1976, 81, № 1, с.99–116.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода Aconitum L. секций Aconitum и Anthora L. в онтогенезе. – Там же, 1972а, 81, № 2, с.132–148.

Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. К вопросу о направлении эволюции жизненных форм в роде Aconitum L. – Там же, 1977б, 81, № 3, с.114–119.

Барыкина Р.П., Пустовойтова В.И. Морфолого-анатомическое исследование Ranunculus repens и R.reptans L. в процессе их индивидуального развития. Вестн. Моск. ун-та. Биология, почвоведение, 1973, № 6, с.28–39.

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое изучение княжика и его систематическое положение. В кн.: Морфологическая эволюция высших растений. М. Наука, 1981а, с.15–17.

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде Clematis. – В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981б, с.111–140.

Благовещенский А.В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1966. 262 с.

Бобров Е.Г., Комаров В.Л., Шипчинский Н.В. и др. Ranunculaceae. В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, т.7, с.20–539.

Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений: (Справочник). Л. Наука, 1969. 927 с.

Бочанцева В.В. Хромосомные числа некоторых видов Thalictrum в Европейской части СССР. Ботан. журн., 1972, 57, № 8, с.1641–1644.

Бочанцева В.В. Tralictrum minus L.s.l. Европейской части СССР. – Там же, 1973, 58, № 11, с.1641–1644.

Буданцев Л.Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Л., 1975. – 36 с.

Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. – Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1958, № 3, с.361–457.

Васильева М.Ю. Морфологические особенности проростков некоторых видов лютиковых горного Алтая. – В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь, 1974, с.20–21.

Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. – Сов. ботаника, 1938, № 3, с.19–40.

Васильченко И.Т. Всходы деревьев и кустарников. – М. ; Л. Изд-во АН СССР, 1960, с.102–104.

Васильченко И.Т. О некоторых аспектах эволюции рода Ranunculus L. – В кн.: Филогения высших растений. М. : Наука, 1982, с.22–24.

Вісюліна О.Д. Родина Ranunculaceae. – В кн.: Флора УРСР. К. : Наук. думка, 1952, с.14–152.

Волосенко-Валенис А.Н. Коллекция клематисов в Никитском ботаническом саду. – Тр. Никит. ботан. сада, 1971, 44, с.61–86.

Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. – Л. : Наука, 1966. – 491 с.

Ворошилов В.Н. Заметки по систематике видов аконита флоры СССР. – Ботан. журн., 1945, 30, № 3, с.125–141.

Ворошилов В.Н. Дальневосточные виды рода Aconitum L. – Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1964, № 52, с.46–52.

Ворошилов В.Н. Новые виды дальневосточных растений. – Там же, 1965, № 60, с.35–43.

Ворошилов В.Н. Ranunculaceae. – В кн.: Флора Советского Дальнего Востока. – М. : Наука, 1966, с.192–215.

Ворошилов В.Н. Эволюция подземных органов у Aconitum L. – В кн.: Ритм роста и развития интродуцентов (Тез. докл. Всесоюз. совещ.). М. Гл. ботан. сад АН СССР, 1973, с.24–25.

Ворошилов В.Н. Аконоиты Кавказа и Средней Азии. – Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1975, вып. 96, с.20–26.

Ворошилов В.Н. Замещающая двулетность как этап перехода между монокарпической и поликарпической формами роста. – Там же, 1977, № 106, с.71–78.

Вульф Е.В. Очерк истории флоры Восточной Азии. – Изв. Гос. геогр. о-ва, 1939, т.10, № 71, с.1426–1447.

Вульф Е.В. Понятие о реликте в ботанической географии. – Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1941, № 1, с.28–60.

Гагнидзе Р.И., Захарьева О.И. Хорология и кариотип вида Aconitella hohenackeri (Boiss.) Sojak. – Изв. АН ГССР. Сер. биол., 1977, 3, № 5, с.451–457.

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной Лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1952. – 511 с.

Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений. – Ботан. журн., 1957, 42, № 7, с.1055–1072.

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Ч. 1. Биоморфология подземных органов. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. 511 с. (Тр. Центр.-Черноозем. гос. заповедника; № 7).

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ Лесостепи. – М. : Наука, 1965. – 287.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности растений и растительных сообществ Крымской яйлы. Тр. Никит. ботан. сада, 1978, № 74, с.5–70.

Голубев В.Н. К биоморфологии и филогении рода Clematis L. – В кн.: Филогения высших растений. М. : Наука, 1982, с.38–41.

Голубев В.Н., Бескаравайная М.А. Особенности эволюции жизненных форм клематиса в связи с интродукцией и селекцией. – Тр. Никит. ботан. сада, 1980, № 82, с.96–115.

Горчаковский П.Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. – Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1963, № 4, с.285–375.

Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа. – Баку, БИ, 1936. – 257 с.

Грубов В.И., Федоров А.А. Флора и растительность Китая. – В кн.: Физическая география Китая. М. Мысль 1964, с.324–428.

Гуланян Т.А. К морфологии и анатомии Anemone ranunculoides L. – Вестн. Моск. ун-та. Биология, почвоведение, 1974, № 4, с.24–29.

Гуланян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование некоторых лютиковых в онтогенезе : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1976. – 25 с.

Денисова Т.М. Побегообразование у василистника Thalictrim minus L. – Ботан. журн., 1965, 50, № 11, с.1645–1647.

Джалалов А. Горицвет золотисный (Adonis chrysocyathus Hook. f. et Thoms) и его биология : Автореф. дис. канд. биол. наук. – Ташкент, 1968. – 40 с.

Димитрова В.Н. Oligophillon – новый подрод рода Delphinium L. – Новости систематики высших растений, 1969, № 6, с.64–66.

Димитрова В.Н. Филогенетические связи между подродами рода Delphinium L. и его ближайшим родом Consolida S.F.Gray. – Там же, 1970, № 2, с.56–57.

Димитрова В.Н. Виды рода Delphinium L. на Кавказе : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Махачкала, 1971. – 15 с.

Дорофеев П.И. Ископаемые цветковые растения СССР. – Л. : Наука, 1974. – Ч. 1.

Дорофеев П.И. Симбугинская флора. – В кн.: Фауна и флора Симбугино. М. Наука, 1977, с.35.

Дуброва Н.А. Сравнительное изучение кариотипа североамериканских и евроазиатских видов рода Actaea L. (сем. Ranunculaceae). – В кн.: Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск, 1980, с.3–10.

Дударь Ю.А. Особенности развития монокарпического побега горицвета весеннего Adonis vernalis L. – Тр. Ставроп. НИИ сел. хоз-ва, физиологии и биохимии растений, 1969, № 6, с.188–193.

Дударь Ю.А. Особенности развития монокарпического побега в онтогенезе морозника кавказского (Helleborus caucasicus A.Br.) в связи с условиями внешней среды. – В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван Изд-во АН АрмССР, 1970, с.118–123.

Дюрягина Г.П. Сравнительная эколого-биологическая характеристика алтайских видов рода Aconitum L. в условиях лесостепной зоны. – В кн.: Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск Наука, 1976, с.73–83.

Еленевский А.Г., Дервиз-Соколова Т.Г. Заметка о Ranunculus constantinopolitanus D'Urv. и близких видах. – Новости систематики высших растений, 1979а, № 16, с.114–119.

Еленевский А.Г., Дервиз-Соколова Т.Г. О северо-восточных подвидах Ranunculus propinquus C.A.Mey. Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1979б, № 12, с.70–73.

Еленевский А.Г., Дервиз-Соколова Т.Г. Основы внутриродовой таксономии рода Ranunculus. В кн.: Филогения высших растений. М. Наука, 1981–1982, с.53–54.

Жукова Н.А. Опыт построения системы семейства Ranunculaceae на основе анализа морфологического строя. – Пробл. ботаники, 1958, вып. 3, с.97–107.

Залевская Е.М. Сравнительное морфологическое изучение проростков видов родов Anemone L., Pulsatilla Adans. В кн.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент : Фан, 1970, с.164–159.

Заяц Т.В. Морфогенез монокарпического побега и некоторые особенности ритма развития морозника кавказского. Растител. ресурсы, 1969, 5, № 4, с.546–553.

Зиман С.М. Біоморфологічні структури степових рослин Донецького кряжа. – У кн.: Інтродукція і експериментальна екологія. К. Наук. думка, 1972, с.42–82.

Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса. – Киев : Наук. думка, 1976. 190 с.

Зиман С.Н. Некоторые особенности жизненных форм у лютиковых в высокогорье. В кн.: Материалы VI конф. по высокогорной флоре и растительности. Новосибирск : Наука, 1977а, с.215–216.

Зиман С.Н. Обзор жизненных форм в сем. Ranunculaceae. I.Helleboroideae, Isopyroideae, Coptidoideae. В кн.: Новости систематики растений. К. Наук. думка, 1977б, с.59–96.

Зиман С.Н. Біоморфологічний аналіз роду Anemone L. Укр. ботан. журн., 1978, 35, № 2, с.113–121.

Зиман С.Н. Эколого-морфологический анализ семейства Ranunculaceae Juss. Ботан. журн., 1980, 65, № 8, с.1120 1180.

Зиман С.М. Аналіз філогенетичних зв'язків у підтрибі Clematidinae (родина Ranunculaceae). Укр. ботан. журн., 1981а, 38, № 1, с.4–13.

Зиман С.Н. Биоморфологический анализ семейства Ranunculaceae Juss. (подсемейства Ranunculoideae Hutch., Tralictroideae Heintze). В кн.: Новости систематики высших растений. Киев Наук. думка, 1981б, с.38 53.

Зиман С.М. Про філогенетичні зв'язки у трибі Trollieae (родина Ranunculaceae). Укр. ботан. журн., 1981в, 38, № 2, с.36 43.

Зиман С.М. Ботаніко-географічний аналіз родини Ranunculaceae Juss. Там же, 1982, 39, № 5, с.1 11.

Зиман С.Н. О сравнительной морфологии и филогении рода Trollius (Ranunculaceae Juss.). Ботан. журн., 1983а, 68, № 4, с.483 491.

Зиман С.М. Порівняльна морфологія та філогенія роду Aconitum (родина Ranunculaceae Juss.). Укр. ботан. журн., 1985б, 40, № 2, с.112 117.

Зиман С.М. Еволюційні тенденції й філогенія роду Helleborus (родина Ranunculaceae). Там же, 1983в, 40, № 4, с.43 46.

Зиман С.М., Савицький В.Д. Аналіз філогенетичних зв'язків у межах роду Anemone L. (родина Ranunculaceae Juss.). Там же, 1980, 31, № 5, с.9–19.

Иванова А.В. О систематическом значении пыльцы у Delphinium, Aconitum и близких родов. Докл. АН АрмССР, 1947, 7, № 2, с.67 72.

Иванова А.В. О нектарниках лютиковых. – Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 1953, 6, № 4, с.55 63.

Игнатьева И.П. Морфогенез водосбора обыкновенного. Ботан. журн., 1964, 49, № 3, с.358 386.

Кабулов А. Особенности развития горицвета туркестанского Adonis turkestanicus (Korsch.) Adolf на Юго-Западном Гиссаре. В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1977, с.120 122.

Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. Наука, 1973. 354 с.

Кемулариа-Натадзе Л.М. Aconitopsis *новый род семейства* Ranunculaceae. Тр. Тбил. Ботан. Ин-та АН ГССР, 1939, № 7, с.115 134.

Кемулариа-Натадзе Л.М. Ранаплевые на Кавказе и их таксономия. Тбили- Мецниереба, 1966. 282 с.

Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. – Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1941, вып. 1, с.183–256.

Комаров В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии. – Тр. СпБ ботан. сада, 1908, 29, № 1, с.1–388.

Костенко К.А. Ритм развития ветреницы амурской – Anemone amurensis (Korsh.) Kom. в лесах Южного Приморья. – Владивосток, 1975 (Комаровские чтения, № 23).

Костенко К.А. Ритм сезонного развития и большой жизненный цикл ветреницы Радде в лесах Южного Приморья. – В кн.: Природная флора Дальнего Востока : Биология, использ., охрана. Владивосток, 1977, с.45–48.

Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. – Новосибирск : Наука, 1976. – 379 с.

Кузнецов Н.И., Буш Н.А., Фомин А. Ranales флоры Кавказа: Критич. системат.-геогр. исслед. – В кн.: Материалы для флоры Кавказа (Flora caucasica critica) Юрьев, 1903, ч.3, № 3, с.1–256.

Куклина Л.А. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых. – Бюл. Гл. ботан. сада, 1961, № 42, с.65–75.

Левитский Г.А. Морфология хромозом и понятие "кариотипа" в систематике (на основе исследования подсемейства Helleboreae). – Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1931, 27, № 1, с.187–240.

Литвиненко О.И. Морфогенез и строение подземных органов некоторых видов рода Aconitum : Автореф. дис. канд. биол. наук. – М., 1972а. – 14 с.

Литвиненко О.И. Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов рода Aconitum L. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1977б, 82, № 4, с.68–77.

Литвиненко О.И. Онтоморфогенез аконита зеравшанского. – Там же, 1981, 86, № 6, с.112–121.

Луферов А.Н. Особенности индивидуального развития василистников секций Physocarpum DC. и Erythrandra Boiv. 1. Морфология. – Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1982а, № 6, с.78–84.

Луферов А.Н. Особенности индивидуального развития василистиков из секций Physocarpum DC. и Erythrandra Boiv. 2. Анатомия. – Там же, 1982б, № 8, с.73–78.

Малахова Л.А., Маркова Г.А. Сравнительно-кариологический анализ видов борца (Aconitum, Ranunculaceae), относящихся к различным секциям. – В кн.: Филогения высших растений. М. : Наука, 1982, с.87–89.

Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. – Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1941, вып. 1, с.61–144.

Малышев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. – М. ; Л. : Наука, 1965. – 368 с.

Малютин Н.И., Дельфиниумы. – М. Сельхозгиз, 1957. – 104 с.

Малютин Н.И. Многолетние дельфиниумы. – М М-во коммун. хоз-ва, 1960. – 68 с.

Малютин И.Н. Филогения и систематика рода Delphinium L. – Ботан. журн., 1973, 58, № 12, с.1710–1722.

Мельникова М.Ф., Донскова А.А., Бок Л.А. и др. Становление анатомо-морфологической структуры растений лютика ползучего в предгенеративный период. – В кн.: Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1977, с.41–52.

Михайловская И.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого Aconitum excelsum. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1976, 81, № 6, с.95–111.

Монтеверде Н.Н. О сроках прорастания семян и развития видов рода Aconitum L. – В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны. Л. : Лениздат, 1945, с.109–111.

Пахомова М.Г. Род Trollius. – В кн.: Определитель растений Средней Азии. Ташкент : Фан, 1972, с.143–145.

Пахомова М.Г. Заметки о некоторых азиатских Ranunculaceae. – Ботан. материалы Гербария Ин-та ботаники АН УССР, 1974, № 19, с.29–33.

Пахомова М.Г. Alexeya vvedenskyi Pachom. – новые род и вид из семейства Ranunculaceae. – Там же, 1974а, № 19, с.26–28.

Петров С., Иванова-Борисова О. Палиноморфологическая характеристика болгарских представителей сем. Ranunculaceae Juss. V. Anemone L., Hepatica Mill., Pulsatilla Mill., Ranunculus L. – Фитология, 1970, № 15, с.22–61.

Петров С., Борисова-Иванова О. Палиноморфоложка характеристика на българските представители на семейство Ranunculaceae Juss. – Там же, 1975, № 2, с.12–24.

Петров С., Борисова-Иванова О. Палиноморфоложка характеристика на българските представители на семейство Ranunculaceae Juss. 4. – Там же, 1980, № 14, с.3–50.

Попов М.Г. Основы флористики. – М. Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с.

Попов М.Г. Особенности флоры Дальнего Востока сравнительно с европейской. – Ташкент : Фан, 1977. – 68 с.

Попова М. Цитотаксономическое изучение в роде Ranunculus L. – Изв. Ботан. ин-та БАН, 1973, **24**, с.233–239.

Пошкурлат А.П. Горицветы СССР. Автореф. дис. д-ра биол. наук. – М., 1973. – 43 с.

Пошкурлат А.П. Онтогенез горицвета золотистого (Adonis chrysocyatha Hook f. Th.). – Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1975, № 4, с.64–70.

Пошкурлат А.П. Система секции Consiligo DC. рода Adonis L. – Новости систематики высш. растений, 1977, № 14, с.82–83.

Пошкурлат А.П. Филогенетические отношения видов рода Adonis L. – В кн.: Филогения высших растений. М. Наука, 1982, с.105–108.

Работнов Т.А. О жизненном цикле лютиков едкого и золотистого (Ranunculus acer L., R.auricomus L.). – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1958, **66**, вып. 6, с.77–86.

Ростовцева Т.С. Числа хромосом некоторых видов семейства Ranunculaceae. – Ботан. журн., 1981, **66**, № 12, с.1751–1755.

Ростовцева Т.С., Дюрягина Г.И. Кариологическое изучение алтайских видов рода Aconitum L. – Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1977, № 106, с.104–107.

Рубцова В.В. Органогенез монокарпического побега ветреницы длинноволосой в высокогорье. – В кн.: Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск: Наука, 1972, с.123–132.

Рысина Г.П. Семейство лютиковые. – В кн.: Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М. Наука, 1973, с.1–215.

Рысина Г.П. О биологии развития печеночницы благородной в связи с вопросом о ее сохранении в лесах Подмосковья. – Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1981, № 120, с.27–32.

Савицкий В.Д. Морфология, эволюция и классификация пыльцы семейства лютиковых : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1978. – 19 с.

Савицкий В.Д. Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых. – Киев : Наук. думка, 1982. – 128 с.

Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их побегообразования. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1977, **82**, № 5, с.112–128.

Серебрякова Т.И., Полынцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде Aconitum L. – Там же, 1974, 79, вып. 6, с.78–97.

Симачев В.И. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций Pulsatilla vernalis (L.) Mill. в Ленинградской области. – Ботан. журн., 1978, **63**, № 7, с.1016–1025.

Синицын В.М. Палеогеография Азии. – Л. : Наука, 1962. – 268 с.

Сипливинский В.Н. Род Trollius на севере и востоке Азии. – Новости систематики высш. растений, 1972, № 9, с.163–182.

Соболевская К.А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей. – Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 2, с.33–40.

Сурков В.О., Кирилова Л.С. Морфогенез пагона у Ranunculus repens L. – Укр. ботан. журн., 1979, **36**, № 6, с.537–541.

Тахтаджян А.Л. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. – Ботан. журн., 1957, **42**, № 11, с.1636–1653.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. – Л. Наука, 1978. – 247 с.

Толмачев А.И. О происхождении арктической флоры (Когда, где и как возникла аркт. флора?). – Вопр. ботаники, 1960, вып. 3, с.72–74.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.

Толмачев А.И., Кожанчиков В.И., Маценко А.Е. и др. В кн.: Арктическая флора СССР. Л. : Наука, 1971, т.6, с.123–231.

Трифонова В.И. Биосистематическое исследование кавказских представителей родов Consolida (DC.) S.F.Gray и Aconitella Spach: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Л., 1974. –24 с.

Трифонова В.И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов Consolida (DC.) S.F.Gray, Aconitella Spach, Delphinium L. и Aconitum L. (Ranunculaceae). – Ботан. журн., 1977, **62**, № 6, с.866–876.

Трулевич Н.В. Возрастные особенности адониса золотистого. – Там же, 1974, № 93, с.57–64.

Трусов Б.А. Полиморфизм структур околоцветника многолетних азиатских видов рода Delphinium L. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1975, **80**, № 5, с.70–83.

Туманян С.А. Особенности анатомического строения стебля и листа у видов Aconitum. – Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1965, № 59, с.59–65.

Федоров А.А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. – Материалы по четвертич. периоду СССР, 1952, вып. 3, с.49–86.

Федоров А.А. Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. – В кн.: Десять лет со дня смерти В.Л.Комарова. Л. Наука, 1957, с.24–50 (Комаровские чтения; вып. 10).

Филиппова Л.Н. Биология северных растений при введении их в культуру. – Л. : Наука, 1981. – 117 с.

Хохряков А.П. Редкие и новые для Колымского нагорья виды растений. – Ботан. журн., 1975, **60**, № 10, с.1509–1514.

Хохряков А.П. О белоцветковой купальнице (Trollius L.) Северо-Восточной Азии. – Новости систематики высш. растений, 1977, № 17, с.79–83.

Хохряков А.П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1979, **84**, № 6, с.84–96.

Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций Pulsatilla patens (L.) Mill. (Ranunculaceae) в северной степи. – Ботан. журн., 1976, **61**, № 9, с.1272–1276.

Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат. – К. Наук. думка, 1976. – 269 с.

Чупов В.С. Биосистематические исследования в трибе Anemoneae : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1975. – 22 с.

Шарипова М.М. Морфолого-биологическая характеристика проростков некоторых видов ветрениц Таджикистана. – Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, 1966, № 3, с.97–101.

Шипчинский Н.В. О географическом распространении видов рода Trollius и о генетической их связи. – Изв. Гл. ботан. сада РСФСР, 1924, **23**, № 1, с.55–74.

Шлангена З.Е. Кариологическое исследование Adonis sibirica Patr. (сем. Ranunculaceae). – Изв. АН ЛатвССР, 1974, № 1, с.25–29.

Шлангена З.Е. Однолетние виды рода Adonis L. флоры СССР. – Новости систематики высш. растений, 1975, № 12, с.204–209.

Шрагер Л.Н., Малахова Л.А. Анализ кариотипов двух видов семейства Ranuncelaceae. – Ботан. журн., 1979, **64**, № 5, с.731–734.

Штромберг А.Я. Морфолого-анатомическое изучение кавказских морозников. – Тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР. Сер. 1. 1976, № 13, с.161–181.

Ярошенко П.Д. О филогении лютиков в связи с эволюцией фитоценозов. – Изв. АН АрмССР. Естеств. науки, 1947, № 6, с.35–50.

Abrams I. Ranunculaceae. – In: Illustrated flora of the Pacific States Washington, Oregon and California. London: Stanford, 1944, vol. 2, p.174–216.

Aichelle D., Schwegler H.-W. Die taxonomie der Gattung Pulsatilla. – Feddes repert., 1957, **60**, S.1–230.

Allan H.H., Moore L.B., Edgar E. Ranunculaceae. – In: Flora of New Zealand. Wellington, 1961, vol. 1, pt 1/3, p.139–178.

Balfour B., Smith W.W. Beesia. A new genus of Ranunculaceae from Burma and Yunnan. – Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1915, 9, N 41, p.63–64.

Baumberger H. Chromosomenzahlbestimmungen und Karyotypanalysen bei den gattungen Anemone, Hepatica und Pulsatilla. – Ber. Schweiz. Bot. ges., 1970, N 80, S.17–96.

Benson L. A treatise on the North American Ranunculi. – Amer. Midl. Nat., 1948, **40**, N 1, p.1–261.

Benson L. Supplement to a treatise on the North American Ranunculi. – Ubid., 1954, **52**, N 1/2, p.328–369.

Bentham G., Hooker J.D. Ranunculaceae. – In: Genera plantarum. London Black, 1862, vol. 1, p.1–10.

Boivin B. American Thalictra and their old world allies. – Contribs Gray herb., 1944, **752**, p.337–377, 391–445, 453–487.

Boraich G., Heimburger M. Cytotaxonomic studies of nef world Anemone (section Eriocephalus) with woody rootstocks. – Canad. J. Bot., 1964, **42**, N 7, p. 891–922.

Britton N.L. The american species of the genus Anemone and genera which have been reffered to it. – Ann. N.Y.Acad. Sci., 1892, 6, N 56, p.215–238.

Brühl P. Descriptions of new and rare indian plants. Some new or critical Ranunculaceae From India and adjascent regions. – Ann. Roy. Bot. Gard., Calcutta, 1895, 5, N 2, p.71–114.

Candolle A.P. de. Ranunculaceae. – In: Prodromus Systematis universalis Regni vegetabilis. Parisiis, 1824, vol. 1, p. 1–66.

Chang Chi-Wu. Кариологическое изучение трех родов семейства Ranunculaceae в связи с их систематическим положением. – Acta phytotaxon. sin., 1982, **20**, N 4, p.402–409.

Chase V.C., Raven P.H. Evolutionary and ecological relationships between Aquilegia formosa and A.pubescens (Ranunculaceae), two perennial plants. – Evolution, 1975, **29**, N 3, p.474–486.

Chater A.O., Pawlowski B., Tutin T.G. et al. Ranunculaceae. – In: Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1964, vol. 1, p.206–242.

Chowdhuri P.K., Davis P.H., Hossain M. Materials for a flora of Turkey. – Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1958, **22**, N 4, p.403–425.

Clark N. Cotiledon and leaf-structure in certain Ranunculaceae. – Torreya, 1905, 5, N 9, p.164–166.

Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.W. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environmentes on Western North american plants. – Carnegie Inst. Washingt. publ., 1940, N 520, p.1–452.

Coles S.M. The Ranunculus acris L. complex in Europe. – Watsonia, 1971, 8, N 3, p.237–261.

Coles S.M. Ranunculus repens L. in Europe. – Ibid., 1977, 11, N 4, p.353–366.

Cook C.D.K. A monographic study of Ranunculus subgenus Batrachium (DC.) A.Gray. – Mitt. Bot. Staatssamml. Munchen, 1966, 6, p.47–237.

Coonen L.P. The chromosomes of Ranunculus. – Amer. J. Bot., 1939, 26, N 1, p.49–58.

Csapody V. Keimüngsbestimmungs buch der Dicotyledonen. – Budapest : Acad. Kiado, 1968. – 286 old.

Daumann E., Slavikova L. Zur Blüttenmorphologia der tschechoslowakischen Clematis Arten. – Preslia, 1968, 40, N 2, S.225–244.

Daumann E. Zur Blüttenmorphologia und Bestänbungsökologie einiger Ranunculaceen (Cimicifuga L., Actaea L., Thalictrum L.). – Ibid., 1969, 4, N 2, S.3–219.

Davis K.C. A taxonomic study of North American Ranunculaceae. –Reprint from Minnesota Bot. Stud., 1900, p.1–526.

Davis P.H. Materials for a flora of Turkey. 1. Ranunculaceae: Ranunculus L. – Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1960, 23, N 2, p.103–161.

Davis P.H., Cullen J., Coode M.E. Ranunculaceae. – In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh: Univ. press, 1958, 22, N 4, p.403–425.

Decamps O. Development ontogenique de Callianthemum (Renonculacees). – Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 1971, 107, N 1/2, p.79–88.

Decamps O. Ontogenie nodale chez les Renonculacées. – Soc. Bot. France, Lettres Bot., 1974, 26, N 4, p.46–47.

Decamps O. Ontogenése des Renonculacées. Essai d'utilisation de méthodes guantitatives : Thése doct. – Toulouse, 1976. – 311 p.

Dennis W.M. Chromosome morphology of Clematis, subsection Viornae (Ranunculaceae). – Canad. J. Bot., 1976, 54, N 10, p.1135–1139.

Dexheimer J. Etude de quelques inflorescences d'anémones. – Bull. Acad. Soc. lorraine sci., 1975, 14, N 3, p.109–115.

Doroszewska A. The genus Trollius L. A taxonomical study. – Monogr. bot., 1974, 41, p.1–184.

Drummond J.R., Hutchinson J. A revision of Isopyrum (Ranunculaceae) and its nearer allies. – Kew Bull., 1920, N 5, p.145–169.

Eichler H. Revision der Ranunculaceae Malesiens. – Stutgart Scheizerbart, 1958. – 110 S.

Epling C., Lewis H. Increase of adaptive range of the genus Delphinium. – Evolution, 1952, 6, N 3, p.253–267.

Erickson R.O. Taxonomy of Clematis section Viorna. – Ann. Mo. Bot. Gard., 1943, 30, N 1, p.1–62.

Ewan J. The genus Delphinium in North America: series Echinatae of subsection Subscaposa and miscellaneous noteworthy species. – Bull. Torr. Bot. Club, 1942, 69, N 2, p.137–150.

Ewan J. A synopsis of the North American species of Delphinium. – Univ. Colorado Stud. D, 1945, N 2, p.55–244.

Exell A.W., Leonard J., Milne-Redhead E. Les especes Africaines du genre Clematopsis Boj. ex Hutch. – Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 1951, 83, N 3, p.407–427.

Fisch R.K. Megatogenesis in Clematis and its taxonomic and phylogenetic implications. – Phytomorphology, 1971, 20, N 4, p.317–327.

Fisher F.J.F. The Alpine Ranunculi of New Zealand. – N.Z.Dep. Sci. and Ind. Res. Bull., 1965, N 165, p.1–192.

Foster A.S. The Morphological and taxonomic significance of dichotoma venation in Kingdonia uniflora Balfour F. et W. Smith. – Not. Roy. Bot. Gard., Edinbourgh, **23**, N 1, p.1–12.

Foster A.S., Arnott H.J. Morphology and dichotomous vasculature of the leaf of Kingdonia uniflora. – Amer. J. Bot., 1960, **47**, p.684–698.

Foster A.S. The floral morphology and relationhips of Kingdonia uniflora. – J. Arnold Arbor., 1962, **42**, N 4, p.397–410.

Franchet M.A. Plantae Yunnannensis. – Bul. Soc. Bot. France, 1886, N 33, p.360–382.

Franchet M.A. Ranunculaceae. – In: Plantae Davidianae ex Sinarum Imperie. – Ibid., 1888, N 35, p.1–10.

Franchet M.A. Dela Flore du Nord de la Chine. – J. Bot., 1890, N 23, p.1–11.

Franchet M.A. Les Delphinium de la Flore de Chine. – Rendu somm. Soc. Philomath. Paris, 1893, N 13, p.1–4.

Gilli A. New Ranunculaceae und Papaveraceae aus Afghanistan. – Feddes repert., 1954, **57**, N 1/2, S.94–101.

Gilli A. Beiträge zur Flora Afghanistan. 4. Ranales und Rhoedales. – Ibid., 1964, *69*, N 3, S.155–175.

Godley E.J. Imbricate sepals in Clematis. – N. Z. J. Bot., 1977, **15**, N 4, p.775–776.

Gotz E. Die Aconitum variegatum-gruppe und ihre Bastarde in Europa. – Feddes repert., 1967, **76**, N 1, S.1–62.

Grant V. Isolation and hybridisation between Aquilegia formosa and A.pubescens. – Elis. Aliso, 1952, **2**, p.341–360.

Greene E.L. Ranunculaceae monotypes. – In: Pittonia. Washington, 1897, vol. 3, p.188–195.

Gregory W.C. Phylogenetic and cytological studies in the Ranunculaceae Juss. – Trans. Amer. Phil. Soc., 1941, **31**, N 5, p.443–497.

Haccius B. Experimental undusierte Einkeimblättrigkeit bei Eranthis hiemalis. 2. Monokotylie. Durch phenylborsaure. – Planta, 1960, **54**, p.482–497.

Handel-Mazzetti H. Plantae sinensis A. Dr.H.Smithannis 1921–1922. 1924 et 1934 lectae. – Acta Horti Götoburg, Göteborg, 1939–1940, N 13, p.37–219.

Hara H. Ranunculaceae. – In: The flora Eastern Himalaya. Tokyo, 1966, p.86–92.

Hedberg O. Afroalpine vascular plants: a taxonomic revision. – Symb. Bot. Upsal., 1957, N 15, p.83–89.

Heimburger M. Cytotaxonomic stidies in the genus Anèmone. – Canad. J. Bot., 1959, **37**, N 4, p.587–612.

Hill A.W. The genus Caltha in the southern hemisphere. – Ann. Bot., 1918, N 32, p.421–435.

Holub J. New names in Phanerogamae. 2. – Folia geobot. phytotaxon., 1973, *8*, p.155–179.

Hooker J.D. Flora of British India. 1. Ranunculaceae to Sapindaceae. – Dehli: Periodical Experts, 1973, vol. 8, p.1–740.

Hsi-I-chen. A study on the pollen morphology of Thalictrum L. Acta Bot. Sin., 1973, **15**, N 2, p.155–162.

Hulten E. Flora of Alaska and neighboring territories. – Stanford (Calif.), 1968, p.451–488.

Hutchinson J. Clematopis, a primitive genus of Clematideae. – Kew Bull., 1920, **1**, p.12–22.

Hutchinson J. Evolution and phylogeny of Flowering plants. Facts and theory. – London ; New York : Acad. Press, 1969. – 717 p.

Huth E. Monographie der Gattung Delphinium. – Bot. Jahrb., 1895, N 20, S.322–499.

Huyn K.-L. Le pollen du genre Anemone et du genre Hepatica (Ranunculaceae) et leur taxonomie. – Pollen et Spores, 1970, **12**, N 3, p.324–364.

Janchen E. Die systematische gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. – Denkschr. Osterr. Akad. Wiss. Math. – naturwiss. Kl., 1949, **108**, N 4, S.1–82.

Janczewski E., Anemone L. Studyum morfologiczne. Etudes morphologiques sur le genre Anemone. – Bull. Acad. Sci. Cracov., 1896, **4**, N 7, S.1–26.

Jones G.W., Fuller G.D. Ranunculaceae. – In: Vascular plants of Illinois. Urbana, 1955, p.205–217.

Kane J.M. Biosystematics of the genus Actaea in North America (Ranunculaceae). – Amer. J. Bot., 1966, **53**, N 6, p.634.

Keener C.S. A biosystematic study of Clematis subsection Integrifoliae (Ranunculaceae). – J.Elisha Mitchell Sci. Soc., 1967, **83**, p.1–41.

Keener K. Studies in the Ranunculaceae of the Southeastern United States. 1. Anemone. – Castanea, 1975, **40**, p.36–44; 2. Thalictrum. – Rhodora, 1976, **78**, p.457–472: 3. Clematis. – SIDA Contribs. Bot., 1975, **6**, N 1, p.33–47.

Keener C.S. Studies in the Ranunculaceae of the Southeastern United States. 4. Genera with zygomorphic flowers. – Castanea, 1976, **41**, N 1, p.12–20.

Keener K.S. Studies in the Ranunculaceae of the Southeastern United States. 6. Miscellaneous genera. – SIDA Contribs. Bot., 1977, **7**, N 1, p.1–12.

Kumazawa M. Morphological studies of Anemonopsis, Actaea and Cimicifuga. 6. – J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sec. 3, 1932, N 2, p.413–457.

Kumazawa M. Pollen grain morphology in Ranunculaceae, Lardibazalaceae and Berberidaceae. – J. Jap. Bot., 1936, **8**, N 1/4, p.19–46.

Küntze. O. Monographie der Gattung Clematis. – Verhandl. Bot. Brandenburg, 1885, N 26, S.83–202.

Kürbs S. Vergleichend entwicklungs geschichtliche Studien an Ranunculaceer Fiederblättern. – Bot. Jahrb., 1973, **93**, N 1, S.130–167.

Langlet C. Über Chromosomenverhhaltnisse und systematic der Ranunculaceae. – Svensk. Bot. Tidskr., 1932, N 26, S.381–400.

Lauener L.A. Notes on Anemone obtusiloba and its allies. – Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 1960, **23**, N 2, p.179–204.

Lauener L. Aconitum of the Himalaya. – Ibid., 1963, **25**, N 1, p.1–130.

Lauener L.Al. New species and records of Aconitum of Nepal. – Ibid., 1964, **26**, N 1, p.1–10.

Lauener L.Al., Tamura M. A synopsis of Aconitum subgenus Paraconitum. 1. – Ibid., 1978, **37**, N 1, p.113–124.

Lecojer J.-C. Monographie du genre Thalictrum. – Bull. Soc. Bot. Belg., 1885, **24**, p.18–324.

Legris P. La vegetation de l Inde (ecologie et flora): Thesees, presenties la faculte des sciences de L'Universite de Toulouse. – Toulouse, 1963. – 589 p.

Leinfellner W. Üder die röhrenförmige Nektarschuppe an den Nektarblättern verschiedener Ranunculus und Batrachium. Österr. bot. Z., 1959, **106**, N 1, S. 88–103.

Leppik M. The evolution of the flower of the Ranunculaceae. – Iowa State J. Sci., 1964, **39**, N 1, p.1–101.

Lewis H., Epling C., Melquist G.A., Wychoff D.G. Chromosome numbers of California Delphiniums. – Ann. Mo. Bot. Gard., 1951, **38**, N 2, p.101–117.

Lewis H. The origin of endemics in the California flora. – In: Taxonomy, phytogeography and evolution. London ; New York, 1972, p.176–189.

Lloyd C. Clematis. – London : Country Life, 1965. – 112 p.

Lotsy J.P. Ranunculaceae. – In: Vortrage über Botanische Stammesgeschichte. Jena : Fischer, 1911, Bd. 3, S.567–587.

Lourteig A. Ranunculaceae de Sudamerica Templada. – Darwiniana, 1951, **9**, N 3/4, p.397–608.

Lukasiewicz A. Rytmika roswojowa gatunkow rodzaju Thalictrum L. – Viadom. bot., 1963, **7**, N 1, S.67–69.

Lubbock J. A contribution to our knowledge of seedlings. – London: Kegan, 1842. – Vol. 1–2.

Madahar C. Mediterranean and Asian Taxa of Anemone (Section Eriocephalus) with tuberous rootstocks. – Canad. J. Bot., 1966, 45, N 5, p.725–735.

Maekawa F. Origin and characteristics of Japan's flora. – In: The flora and vegetation of Japan. Tokyo, 1974, p.33–86.

Maire R. Flore de l'afrique du Nord Maroc, Agerie, Tunisie, Tripolitane, Cyrenaique et Sachara. – Encycl. biol., 1964, 63, p.23–219.

Markowski R. Obserwaĉie nad wegetatywnym rozmnszeniem Aconitum variegatum. – Badania fizjogr. Pol. zach., 1972, N 25, S.185–188.

Martinis Z., Levaŝen-Eberhardt Z. Morphological and cytotaxonomic investigations of Helleborus multifidus Vis. – Acta bot., croat., 1973, N 32, p.49–56.

Maximowicz C.J. Ranunculaceae. – In: Flora Tangutica. Ptb., 1889, vol.1, p.1–28.

Maximowicz C.J. Plantae chinensis Potaniniae nec non Piasezkianae. – Acta Horti petropol., 1890, 11, N 1, p.5–34.

Meurman O., Therman E. Studies on the ohromosome morphology and structural hybridity in the genus Clematis. – Cytologia, 1939, N 10, p.1–14.

Miyabe K. On the species of Trollius in Japan. – Acta phytotaxon. geob. Kyoto, 1943, N 13, p.1–16.

Miyabe K., Tatewaki M. Contributions to the flora of Northern Japan. – Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 1935, 14, N 1/2, p.69–86.

Milne-Redhead E., Turrill W.B. Flora of Tropical East Africa. – London, 1952. – 23 p..

Moore D.M. The vascular flora of the Falkland Islands. – Brit. Antarct. Survey Rep. Sci, 1968, N 60, p.62–67.

Morris M.I. A biosystematic analysis of the Caltha leptosepala (Ranunculaceae) complex in the Rocky Mountains. 3. Variability in seed and gross morphological characteristics. – Canad. J. Bot., 1973, 51, N 12, p.2259–2267.

Müller F.M. Seedlings of the North-Western European lowland. – Hague : Boston, 1978. – 654 p.

Munz P.A. Aquilegia. The cultivated and wild columbines. – Ithaca, New-York : Railey hortorium, 1946. – 150 p.

Munz P.A. A synopsis of the Asian species of Delphinium sensu stricto. – J. Arnold Arbor., 1967, 48, N 4, p.476–545.

Munz P.A. A synopsis of the Africans species of Delphinium and Consolida. – Ibid., 1967, 48, N 1, p.30–55.

Munz P.A. A synopsis of the Asian species of Delphinium sensu stricto. – Ibid., 1968, 49, N 1, p.73–166; N 2, p.233–259.

Munz P.A., Keck D.D. Ranunculaceae. – In: A California flora. Berkeley; Los-Angeles : Univ. Calif. Press, 1959, p.78–107.

Nakai T. Species Jeholenses generis Aconiti. – Rep. Ist. Sci. Exp. Manch. Sect., 1935, 4, N 2, p.139–163.

Nakai T. Plants Dedicated to Prof. Shibata. 1. Schibateranthis, new genus of Helleboraceae. – Bot. Mag. Tokyo, 1937, 51, N 605, p.362–364.

Nakai T. A new classification of Lycoctonum and Aconitum in Korea, Japan and their surrounding area. – Bull. Nat. Sci. Mus., Tokyo, 1953, 32, p.1–53.

Ohwi J. Megaleranthis, genus novum Ranunculacearum. – Acta Phytotaxon. geobot., 1935, N 4, p.130–131.

Ohwi J. Ranunculaceae. – In: Flora of Japan. Washington, 1965, p.439–460.

Palmer E.J., Stejermark J.A. An annotated Catalogue of the flowering plants of Missouri. – Ann. Mo. Bot. Gard., 1935, 22, N 3, p.539–543.

Parsa A. Ranunculaceae. – In: Flore d'iran (la Perse). Teheran, 1951, vol. 1, N 1, p.348–442.

Pawlowski B. Dispositio systematica specierum europaearum generis Delphinium L. – Fragmenta Florist. Geobot., 1963, 2, N 4, p.429–446.

Payson E.B. The north american species of Aquilegia. – Contr. U.S.Nat. Herb., 1918, 20, p.133–157.
Polunin N. Ranunculaceae. – In: Circumpolar arctic flora. – Oxford, 1959, p.189–209.
Post Q.E., Dinsmore J.E. Ranunculaceae. – In: Flora of Syria, Palestine and Sinai. Beirut, 1932, vol.1, p.1–26.
Prantl K. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. – Bot. Jahrb., 1887, 9, S. 225–273.
Prazmo W. Cytogenetic studies on the genus Aquilegia. 4. Fertility relationships among the Aquilegia species. – Acta Soc. Bot. Pol., 1965, 34, N 4, p.667–685.
Pringle J.S. Taxonomy and distribution of Clematis. Sect. Atragene (Ranunculaceae) in North America. – Brittonia, 1971, N 23, p.361–393.
Pringle J.S. The cultivated taxa of Clematis, sect. Atragene (Ranunculaceae). – Balleya, 1973, 19, N 2, p.49–89.
Pritzel G.A. Anemonarum revisio. – Linnaea, 1841, 15, p.561–698.
Puri H.S. Botanical studies on aconites. – Herba hung., 1975, 14, N 2/3, p.123–134.
Radford A.E., Ahles H.E., Bell C.R. Ranunculaceae. – In: Manual of the vascular flora of the Carolinas. Chapel Hill, 1968, p.452–468.
Ramaley F. The seed and seedling of the Western larkspur (Delphinium occidentale Wats.). – Minn. Bot. Stud., 1900, 2, p.417–421.
Ramsey G. A biosystematic study of the genus Cimicifuga (Ranunculaceae). – Castanea, 1973, *38*, N 1, p.38.
Rápaics R. A sisakvirágnemzetség rendszere. Systema Aconiti generis. – Növén. Közl., 1907, 6, N 5, old. 137–176.
Rápaics R. A sisakvirágnemzetség növeny földrayza. – Ibid., 1908, 7, old.124–131.
Rápaics R. Az Aquilegia-genusz. (Die genere Aquilegia). – Bot. Közl., 1909, 8, jld.117–136.
Rápaics R. A Delphinium-génusz növény földrayza (Distributio geographica Delphinii generis). – Növén. Közl., 1910, 24, N 9, jld.131–132.
Raven P.H., Axelrod D.J. Origin and relationships of the California flora. – Univ. Calif. Publ. Bot., 1978, N 72, p.1–134.
Raynal J. Clematopsis, genre africano-malgache : types biologiques et taxonomie. – Adansonia, 1978, 18, N 1, p.3–18.
Reichenbach H.G.L. Monographia generis Aconiti. Leipzig, 1820. – Vol.1–2.
Reid C., Reid E.M. The fossil flora of Tegelen sur-Meuse near Venico, in the province of Limburg. – Verhand. Kon. Akad. Vetensch. Sect., 2, 1907, 13, N 6, p.3–23.
Reid C., Reid E.M. A furter investigation of the Pliocene flora of Tegelen. – Versl. gew. Vergad. Natur. Afd. Kon. Akad. Wetensch., 1910, 19, N 1, S.192–200.
Riedl H. Bemerkungen über die Gattung Aconitum L. in Pakistan und im Iran. – Willdenowia, 1978, 8, N 2, S.317–328.
Riedl H. New Taxa and combinations in Ranunculaceae from Pakistan and Kashmir. – Kew Bull., 1979, 34, N 2, p.361–366.
Satake S.S. A note on Coptis of Japan. – J. Jap. Bot., 1949, N 24, p.69–74.
Scharfetter P. Biographien von Pflanzensippen. – Wien : Springer, 1953. – 546 S.
Schiffner V. Monographia Helleborum. – Nova acta leopold., 1890, 56, N 1, p.3–198.
Schnettker M. Entwicklungs geschichtliche Untersuchung der Blattnervatur von Helleborus foetidus. – Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1977, 90, N 1/2, S.261–275.
Scott P.J. The systematics of Ranunculus gmelinii and R.hyperboreus in North America. – Canad. J. Bot., 1974, 52, N 7, p.1713–1722.
Scott P.J. Ranunculus cymbalaria Pursh. var. alpinus. – Rhodora, 1976, 78, N 815, p.560.
Seitz W. Taxonomie der Aconitum napellus-gruppe in Europa. – Feddes repert., 1969, 80, S.1–76.

Siebold P.F., Zuccarini J.G. Ranunculaceae. – In: Flora Japonica : Familiae naturalis. Tokyo, 1843, vol. 3, p.176–185.

Skalicky V. Csechoslovak species of Aconitum L. – Živa, 1966, N 14, p.205–207.

Skalinska M. Studies in Aquilegia. – Proc. Linn. Soc., 1940, N 152, p.328–347.

Skalinska M. Studies in the origin of some European species of Aquilegia. – Acta biol. crac. Ser. bot., 1964, 7, N 1, p.1–23.

Slavikova Z. Zur Morphologie der Blütenhülle von Ranunculaceen 1. Anemone nemorosa L. – Preslia, A. 1968, 40, N 1, S.1–12.

Slavikova Z. Zur Morphologie der Blütenhülle von Nigella arvensis L., N. damascena L. und Ranunculus illyricus L. – Ibid., 4, 1974, 46, N 2, S.110–117.

Slavikova Z. Zur Morphologie der Blütenhülle von Hepatica nobilis. – Ibid., A, 1976, 48, N 2, S.97–106.

Smith W.W. The alpine and sub-alpine vegetation of south-east Sikkim. – Records Bot. Surv. India, 1913, 4, N 7, p.342–346.

Smith P.G. Taxonomical and ecological studies in Caltha palustris L. (Preliminary report). 2. – Proc. konikl. vederl. akad. Wettenschappen, C, 1967, 70, N 4, p.500–510; 1968, 71, p.280–292.

Smith P.G. A revision of Caltha (Ranunculaceae). – Blumea, 1973, 21, N 3, p.119–150.

Spach E. Ranunculaceae. – In: Historie Naturelle des Vegetaux Phanerogames. Parisiis : Librairie Encyclopedique, 1839, vol. 15, p.307–317.

Staner P., Leonard J. Observations sur Quelques Ranonculacees Africaines. – Bull. Jard. bot., 1951, 27, p.180–183.

Stapf O. Aconitum gymnandrum. – Curtis's Bot. Mag. Ser. 4, 1907, N 133, p.8113–8114.

Stapf O. The Aconites of India: A monographie. – Ann. Roy. Bot. Gard. Calcutta, 1905, 10, N 2, p.115–197.

Stebbins G.L., Major J. Endemism and speciation in the California flora. – Ecol. Monogr., 1965, N 35, p.1–35.

Sterckx R., Lenfant C., Mansion A. Contribution l'anatomie des Renonculacees. – Arch. Inst. Bot. Univ. Liege, 1897, 20, N 1, p.1–55.

Steyermark J.A., Steyermark C.S. Hepatica in North America. – Rhodora, 1960, 62, N 740, p.223–232.

Steyermark J.A. Ranunculaceae. – In: Flora of Missouri. Ames; Iowa: Iowa State Univ. Press, 1963, p.672–710.

Stjepanović-Veseličić L., Stefanović O. Prilog posnavanyu ekologije vrste Helleborus odorus W.K. – Arch. biol. nauka, 1960, 12, S.1–2.

Strid A. Stidies in the Aegean Flora. 12. Biosystematics of the Nigella arvensis complex. With special reference to the Problem of Nonadaptive Radiation. – Opera Bot., 1970, 28, p.1–17.

Szujko-Lacza J., Fekete G. A survey of the Plant Life-form Systems and the Respective Research approaches. 4. – Ann. Hist. Nat. Mus. Hung. Bot., 1972, 64, p.53–62.

Tamura M. Notes of Clematis of Eastern Asia. 1. – Acta phytotaxon. geobotan., 1953, 15, N 1, p.17–21; 2. 1954, 15, N 4, p.117–120; 3 1956, 16, N 3, p.79–83.

Tamura M. Systema Clematidis asiae orientalis. – Sci. Repts. Osaka Univ., 1955, N 4, p.43–55.

Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. I. – Sci. Repts. Jap., 1963, 11, N 2, p.115–126; II. 1963, 12, N 2, p.141–156; III. 1964, 13, N 1, p.25–38; IV. 1965, 13, N 1, p.25–38; V. 1965, 14, N 2, p.27–48; VI. 1966, 15, N 1, p.13–35; VII. 1967, 16, N 2, p.27–43; VIII. 1968, 17, N 1, p.47–56.

Tamura M. Archiclematis, a precursory genus of Clematis. – Acta phytotaxon. geobotan., 1970, 24, N 4/6, p.146–152.

Tamura M., Lauener L.A. A note on Isopyrum anemonoides Kar. et Kir. – Not. Roy Bot. Gard. Edinburgh, 1968, 28, N 3, p.265–266.

Tamura M., Lauener L.A. A revision of Isopyrum, Dichocarpum and their allies. – Ibid. p.267–273.

Tamura M., Lauener L.A. A synopsis of Aconitum subgenus Lycoctonum. 2. – Ibid., 1979, 37, p.431–466.

Tamura M., Mizumoto Y., Kubota H. Observations on seedlings on Ranunculaceae. – J.Jap. Bot., 1977, 52, N 10, p.293–304.

Tobe H. Morphological studies on the genus Clematis Linn. 1. Pollen grains. – Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 4, 1974, 37, N 1, p.47–53.

Tobe H. Notes on the morphological variation of Clematis tosaensis and its taxonomic problems. – J. Jap. Bot., 1975, 50, N 9, p.272–280.

Tobe H. Morphological studies on the genus Clematis, 3. Floral anatomy of Clematis tosaensis Makino. – Sci. Repts Tohoku Univ. Ser. 4, 1976, 37, N 2, p.105–116.

Tobe H. Morphological studies on the genus Clematis. 4. Vascular anatomy of the Inflorescence Axis, with Some Consideration of the Evolution of the Floral Shoot with Simple Axillary inflorescences. – Bot. Mag., Tokyo, 1979, 92, N 1027, p.197.

Tobe H. Morphological studies on the genus Clematis L. 5. Vascular anatomy of the Calyx Region in Four-sepaled Flowers. – Ibid., 1980, 93, N 1029, p.39–54.

Torrey J., Gray A. Ranunculaceae. – In: Flora of North America. New York: Wille; Putman, 1838, Vol. 1, p.1–46.

Ulbrich E. Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung Anemone L. – Bot. Jahrb., 1905, 37, p.172–256; 1906, 48, p.1–38.

Ulbrich E. Die Arten der Gattung Helleborus (Tourn.) L. – Blatt. Staudenk, 1938, S.18.

Vishnu-Mittre, Sharma B.D. Studies of Indian pollen grains. Ranunculaceae. – Pollen et Spores, 1963, 5, p.285–296.

Wang W.T. Notulae de Ranunculaceis sinensibus. – Acta phytotaxon. Sin., 1957, 6, N 4, p.361–391.

Wang W.T. Critical review of the genus Delphinium from the Ranunculaceaus flora of China. – Acta Bot. Sin., 1962, 10, N 1, p.59–89; N 2, p.137–165; N 3, p.264–284.

Wang W.T., Hsiao P.K. A new genus Ranunculaceae – Dichocarpum W.T. Wang et Hsiao. – Acta phytotaxon. Sin., 1964, 9, N 4, p.315–334.

Wodehouse R.P. Pollen grains of Ranunculaceae.– Bull. Torr. Bot. Club, 1936, N 63, p.465–515.

Zamels A., Peagle B. Intersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung Pulsatilla Tourn. – Acta Hort. Bot. Univ. Latviensis, Liga, 1927, N 2, S.133–164.

Zimmerman W. Zur Taxonomie der Gattung Pulsatilla Mill. – Feddes repert., 1958, 61, N 2, S.94–100.

Zimmerman W., Mielich-Vogel G. Zur Taxonomie der Gattung Pulsatilla Mill. III. Die Subsection Patentes. – Kulturpflanze, 1962, N 3, S.93–133.

Оглавление

Введение 3
Глава I. Историко-географический очерк семейства Ranunculaceae 5
Глава II. Сравнительно-морфологический анализ семейства Ranunculaceae 36
Подсемейство Helleboroideae 36
Триба Trollieae 36
Триба Cimicifugeae 51
Триба Helleboreae 58
Триба Delphineae 69
Подсемейство Isopyroideae 95
Триба Isopyreae 95
Подсемейство Ranunculoideae 108
Триба Anemoneae 108
Триба Ranunculeae 155
Подсемейство Coptidoideae 186
Триба Coptideae 186
Подсемейство Thalictroideae 191
Триба Thalictreae 191
Подсемейство Hydrastidoideae 198
Глава III. Таксономическая значимость морфологических признаков и предложения к системе Ranunculaceae 199
Подсемейство Helleboroideae 202
Подсемейство Thalictroideae 208
Подсемейство Coptidoideae 209
Глава IV. Основные эволюционные тенденции и филогенетические связи в семействе 210
Подсемейство Helleboroideae 211
Подсемейство Thalictroideae 226
Подсемейство Coptidoideae 228
Заключение 231
Список литературы 233

2 р. 40 к.

НАУКОВА ДУМКА